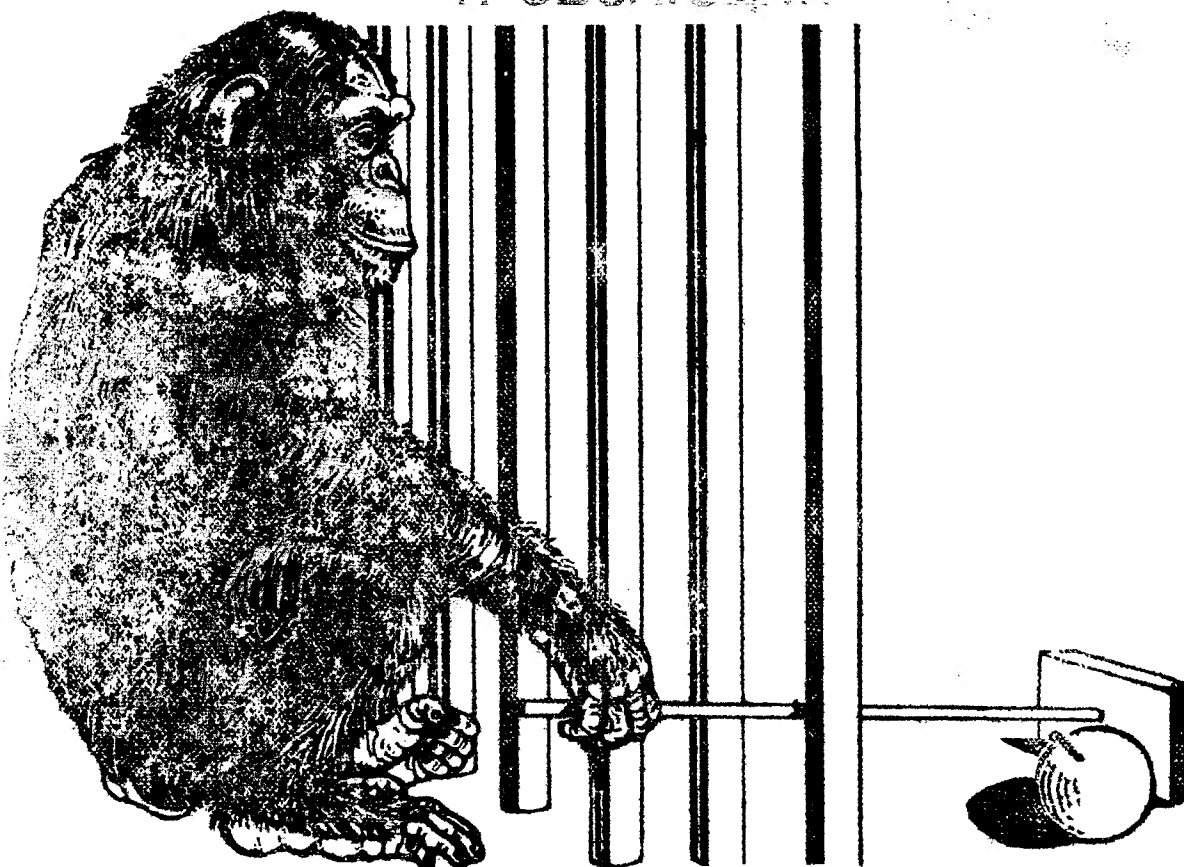


Д. Мак-Фарленд

Поведение животных

Психобиология, этология
и эволюция



Издательство
«Мир»

Поведение животных

Д.Мак-Фарленд

Поведение ЖИВОТНЫХ

Психобиология,
ЭТОЛОГИЯ
И ЭВОЛЮЦИЯ

Перевод с английского
канд. биол. наук *Н. Ю. Алексеенко*,
канд. биол. наук *Е. М. Богомоловой*,
канд. биол. наук *В. Ф. Куликова* и
Ю. А. Курочкина

под редакцией
академика *П. В. Симонова*

Animal Behaviour
Psychology, Ethology
and Evolution
David McFarland
University of Oxford
Pitman



Москва «Мир»
1988

ББК 28.9
М15
УДК 591.51

Мак-Фарленд Д.

М15 Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция:
Пер. с англ.—М.: Мир, 1988. 520 с., ил.
ISBN 5-03-001230-3

Книга английского автора — современное, увлекательно написанное руководство по поведению животных, в котором впервые объединены и сбалансированно представлены разные аспекты поведения: зоологический, физиологический и психологический. Рассматриваются следующие вопросы: эволюция поведения, физиологические механизмы, сложные поведенческие реакции (научение, инстинкт, проявления рассудочной деятельности).

Предназначена для этологов, психологов, физиологов, зоологов, студентов-биологов и всех, кто интересуется проблемами высшей нервной деятельности.

2007020000-220
М ————— 153 :88, ч. 1
041(01)—88

ББК 28.9

Редакция литературы по биологии

ISBN 5-03-001230-3 (русск.)
ISBN 0-273-02103-6 (англ.)

© David McFarland 1985
This book was originally published in the English language by Pitman Publishing Limited of London
This edition is published by arrangement with Longman Group Limited of London
© перевод на русский язык, «Мир», 1988

Предисловие редактора перевода

Предлагаемая вниманию советских читателей книга известного английского исследователя Дэвида Мак-Фарленда принадлежит к тому жанру научной литературы, который наиболее точно обозначается термином «руководство». Это именно руководство, адресованное в первую очередь студентам — биологам и психологам.

На всем протяжении книги автор последовательно придерживается системного междисциплинарного подхода: его равно интересуют и эволюция поведения, и его механизмы. Каждое из положений аргументируется богатым фактическим материалом. Чувство ответственности перед читателем побуждает автора четко указывать на нерешенные вопросы, а не заполнять такого рода «белые пятна» логическими построениями и догадками, создавая иллюзию знания.

Книга состоит из трех больших разделов, посвященных эволюции поведения, механизмам поведения и анализу его наиболее сложных форм.

В первом разделе убедительно показана незыблемость принципов естественного отбора, в полной мере сохранивших свою объяснительную силу до наших дней. Наибольший интерес здесь, пожалуй, представляет анализ феномена альтруизма. Читая Мак-Фарленда, невольно вспоминаешь слова его великого соотечественника Чарлза Шеррингтона, который в предисловии к последнему прижизненному изданию своего классического труда «Интегративная деятельность нервной системы» писал: «...свойственный организму с незапамятных времен принцип самосохранения как бы отменяется новым порядком вещей: новые формы существо-

вания отрицают формы, предшествующие им ... возникает принцип альтруизма. ... Лорд Актон намеревался создать «Историю свободы», между тем не менее стоящим было бы создание «Истории альтруизма». Это может быть сочтено отходом от физиологии, однако я думаю, что это не так»¹.

С позиций дарвиновского эволюционизма альтруистическое поведение животных можно объяснить отбором родичей и групповым отбором. В первом случае акты альтруизма (в том числе родительская забота) способствуют выживанию родственников и тем самым сохранению альтруистических генотипов в генофонде. Необходимое условие отбора родичей — способность выделять родственников из популяции особей того же вида. В отличие от родственного альтруизма взаимный альтруизм дает преимущество всем носителям генов альтруистического поведения и при дележе пищи, и при совместной заботе о детенышах группы. Здесь вступает в действие групповой отбор, способствующий сохранению и развитию вида в целом.

Сильная сторона второго раздела книги, посвященного механизмам поведения, заключается в постоянном сопоставлении данных, полученных с помощью поведенческих и физиологических методик, во взгляде на индивидуальное поведение как важнейший фактор эволюционного процесса. Анализируя механизмы восприятия, автор привлекает современные концепции из смежных областей знания, например теорию обнаружения сигналов.

¹ Шеррингтон Ч. Интегративная деятельность нервной системы. Л.: Наука, 1966, с. 26.

Он в полной мере оценивает эвристический потенциал метода условных рефлексов, демонстрируя его возможности на примерах исследования навигационных ориентиров у рыб и птиц или при анализе «эффекта отравленной приманки».

Поскольку каждый раздел книги предваряется краткой справкой об ученом, внесшем наиболее значительный вклад в данную область науки, главе «Научение животных» предшествует краткий очерк жизни и научного творчества И. П. Павлова – «основателя экспериментального исследования научения животных». С удовлетворением принимая высокую оценку заслуг нашего великого соотечественника, мы, вместе с тем, не можем не прокомментировать этот раздел.

Само название главы «Условные рефлексы и научение» дает основание полагать, что существуют какие-то другие формы индивидуального научения, отличные от выработки условных рефлексов, однако существование этих других форм пока не доказано. Характеристика Павлова как бихевиориста грешит явным упрощением. Странно не встретить в главе, посвященной инструментальным реакциям, имени Ю. Конорского, труды которого неоднократно издавались на английском языке в Англии и США.

Весьма дискуссионно утверждение о возможности выработки условных рефлексов ... без подкрепления. Я полагаю, что автор произвольно ограничил сферу подкрепляющих безусловных рефлексов. Так, формирование условной связи при сочетании двух «нейтральных» стимулов может происходить на базе ориентировочно-исследовательской мотивации. Известно, что крысы научаются выходу из лабиринта для обследования новой территории, а собаки и макаки-резусы нажимают на рычаг, открывающий окно в соседнее помещение. Решающая роль подкрепления не опровергается и примерами с совершенствованием якобы «неподкрепляемых» реакций. Идея Павлова о существовании самостоятельного безусловного рефлекса цели получила развитие в исследованиях современных этологов, свидетельствующих о наличии у животного специфической потребности уметь

быть вооруженным в широком смысле слова, быть «компетентным» (drive of competence). Вот почему клевательные движения цыпленка или действия австралийского орла, камнем разбивающего яйцо страуса, становятся все более точными, хотя они длительное время не получают пищевого подкрепления. Здесь подкреплением становится само совершенствование вырабатываемого навыка, побуждаемое павловским рефлексом цели.

Следуя за автором, мы убеждаемся, что так называемый когнитивный аспект изучения высшей нервной деятельности животных появляется на сцене всякий раз, когда имеется трудность физиологической трактовки. Например, возникновение специфической реакции на нейтральный стимул за счет изменения внутреннего состояния животного (оборонительного или голодового) не требует когнитивного подхода, а получает исчерпывающее объяснение в представлениях А. А. Ухтомского о доминанте. Другим примером служит феномен латентного научения, когда голуби видят сочетание света с недоступной им пищей, а потом реагируют на свет пищедобывательной реакцией, т. е. обнаруживают выработку условного рефлекса второго порядка.

Сомнения по поводу продуктивности таких трактовок Мак-Фарленд высказывает не раз. «Хотя примеры «понимания» представляются убедительными, надо остерегаться безоговорочно принимать когнитивные интерпретации поведения. Не обязательно разделять крайний скептицизм бихевиористов, но уместна некоторая доля осторожности», – мягко замечает автор. А через несколько страниц говорит более определенно: инсайт и интеллект – «только ярлыки для явлений, еще требующих объяснения». Решить вопрос о наличии у животных декларативной репрезентации (психических образов), по мнению автора, не удалось. «Возможно», – пишет Мак-Фарленд, – что понятие декларативной репрезентации служит лишь удобным костылем, на который можно опереть современную теорию научения». К этим словам полезно прислушаться всем сторонникам «поведения, направляемого образами».

Заключительный третий раздел книги посвящен анализу сложных форм поведения. Автор напоминает представления Ч. Дарвина об инстинкте как врожденном рефлексе, сформированном естественным отбором, но подчеркивает, что в современной этиологии эти представления существенно усложнились. Дело в том, что реализация инстинктивных действий зависит от состояния животного, наличной ситуации и чем дальше, тем больше включает в себя элементы научения, прежде всего — импринтинга. Здесь уместно было бы вспомнить имя Л. А. Орбели, разработавшего стройную концепцию постнатального дозревания безусловных рефлексов под влиянием и при взаимодействии с условными. Автор книги подробно обсуждает адаптивную роль импринтинга. Так, преимущественное стремление к объектам, слегка отличающимся от импринтированных, в дальнейшем препятствует сравнению с близкими родственниками.

В главе подробно анализируются механизмы и биологическое значение смещенной активности — предмета экспериментальных исследований автора. Он ставит под сомнение традиционное объяснение смещенной активности как исключительно «разрядной энергии» при затруднениях в удовлетворении какой-либо актуальной потребности. Факты показывают, что характер этой активности зависит от присутствия в среде тех или иных стимулов, будь то чистка перьев у обрызганных водой птиц или клевание при наличии зерен. При обсуждении проблемы сопоставления эфферентной копии ожидаемого результата и реального результата поведенческого акта можно вспомнить теорию функциональных систем П. К. Анохина, работы его физиологической школы, где этот вопрос подвергнут систематическому экспериментальному исследованию. Адаптивное значение смещенной активности Мак-Фарленд видит в возникновении ритуального поведения как средства внутривидовой коммуникации. Но смещенные действия можно рассматривать и как проявление поисковой активности, приводящей к нахождению нетривиальных способов удовлетворения доминирующей потребности, способов преодо-

ления мотивационного конфликта. В качестве таких «поведенческих мутаций», подлежащих последующему отбору, смещенную активность рассматривает, например, Р. Доукинс¹.

Для анализа процесса принятия решения животными автор привлекает законы экономики. Эта идея не нова. В 1890—1901 гг. К. А. Тимирязев прочитал цикл лекций «Историческая биология и экономический материализм в истории», где всесторонне рассмотрел аналогию между экономикой и поведением живых существ². Важным фактором принятия решения является оценка расходуемой и приобретаемой энергии, а более общим критерием служат приспособленность, ее повышение (выигрыш) или уменьшение (затраты). Поведение строится так, чтобы выигрыши и затраты были сбалансированы. Решения, обеспечивающие именно такой баланс, можно назвать рациональными с эволюционной точки зрения.

Выбор поведения сложнее, чем простое сравнение силы конкурирующих мотиваций, поскольку на него влияет возможность их удовлетворения в данной обстановке. Автор не рассматривает физиологический механизм эмоций как интегратор этих двух факторов (силы мотивации и возможности ее удовлетворения), хотя это могло бы оказаться продуктивным, например, при анализе выбора в случае конкуренции пищедобывательного и оборонительного поведения.

Пожалуй, наиболее интригующими и вместе с тем дискуссионными являются главы, посвященные умственным способностям животных. Автор сдержанно относится к использованию языка жестов и символов (в том числе демонстрируемых с помощью компьютера) у высших обезьян и подчеркивает их существенное отличие от речи человека. По мнению Мак-Фарленда, полемика между бихевиористами и когнитивистами не имеет решения. Скорее можно говорить о сосуществова-

¹ См.: Skinner B. Selection by consequences. — Behavior and Brain Sciences, 1984, v. 7, No. 4, P. 487.

² Тимирязев К. А. Сочинения, т. 6. М.: Сельхозгиз, 1939.

нии этих двух подходов к изучению поведения животных, где допущение о наличии психических образов вводится каждый раз, когда анализ физиологических механизмов испытывает затруднения ввиду отсутствия необходимых фактических данных.

Соотношение между физиологическим и когнитивным подходами хорошо сформулировал И. П. Павлов на примере категории цели – неперменного атрибута когнитивистских представлений об организации поведения: «идея возможной цели при изучении каждой системы может служить только как пособие, как прием *научного воображения* ради постановки новых вопросов и всяческого варьирования экспериментов»¹. Мак-Фарленд приходит к заключительному выводу о том, что наличие психических образов необязательно для регуляции поведения животных, точнее: мы можем анализировать закономерности и механизмы поведения, не прибегая к допущению о существовании образов.

Представляется дискуссионным раздел, посвященный интеллекту животных. В своих теоретических построениях автор много говорит об интеллекте, об умственных способностях животных, но когда речь заходит о связи интеллекта со структурами мозга, то данные о функциях этих структур, об уровне их филогенетического развития сопоставляются с изощренностью, сложностью, выбором тех или иных форм поведения как единственного объективного показателя интеллектуальной деятельности. Похоже, вновь мы сталкиваемся с бихевиоризмом...

Тестами на развитие интеллекта являются способность к решению сложных поведенческих задач, требующих оценки отношений между раздражителями, способность опираться в новых условиях на ранее накопленный опыт и использование орудий, формирующееся путем выработки инструментальных реакций и подражания действиям других особей.

Именно подражание обеспечивает воз-

никновение так называемых культурных традиций, будь то распространение опыта среди членов популяции или культурное наследование – передача индивидуально приобретенных навыков от поколения к поколению. Последний феномен советский исследователь М. Е. Лобашев назвал сигнальной (не генетической) наследственностью. Хотя культурные традиции не связаны с генетическим наследованием, они остаются объектом естественного отбора и потому носят адаптивный (или по крайней мере нейтральный) характер.

Автор считает, что у нас нет возможности судить о субъективных, в том числе эмоциональных переживаниях животных. Ведь вегетативные сдвиги оказываются весьма сходными при различных эмоциональных реакциях (страх, ярость, радостное возбуждение), а эмоциональная экспрессия может носить чисто ритуальный характер и не сопровождать соответствующим эмоциональным переживанием. Здесь можно было бы заметить, что наиболее надежным объективным показателем наличия или отсутствия эмоций у животных, их положительной или отрицательной окраски служит отношение животного к своему собственному состоянию. Если животное стремится минимизировать это состояние, т.е. ослабить его, прервать или предотвратить, мы вправе говорить об отрицательной эмоции. Максимизация состояния, его усиление, prolongation, повторение свидетельствуют о положительной эмоции. Иными словами, с нейрофизиологической точки зрения эмоция есть активное состояние системы специализированных мозговых образований, побуждающее животных и человека изменить поведение в направлении минимизации этого состояния¹.

При обсуждении вопроса о сознании и самоосознании у животных необходимо уточнить, что именно понимается под термином «сознание» у человека. Совершенно очевидно, что такие приводимые автором определения, как «способность создавать и использовать психические об-

¹ Павлов И. П. Полное собр. соч. т. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1951–1952, с. 187. (Курсив мой. – П. С.)

¹ Симонов П. В. Эмоциональный мозг. М.: Наука, 1981.

разы», «знание о том, что ты делаешь или собираешься делать», «знание себя, как чем-то отличающегося от других» и т.п., не содержат объективных критериев, позволяющих диагностировать наличие или отсутствие сознания у данного субъекта. Мы определяем сознание человека как знание, которое с помощью речи, математических символов, образов художественных произведений может быть передано другому, стать достоянием других членов сообщества.

Можно возразить, что путем подражания животные также передают свои навыки другим членам группы, в том числе – молодяку. Но принципиальную разницу между человеком и животными легко продемонстрировать на таком примере. Подражая действиям взрослого, молодые шимпанзе научаются строить гнездо. Если же родители почему-либо исчезнут, оставив изготовленное ими гнездо, молодое животное не сможет воспользоваться им как эталоном для овладения навыками строительства: цепь культурного наследования окажется безнадежно разорванной.

Иными словами, каждое из животных обладает определенным запасом индивидуально приобретенных знаний об окружающем его мире, но у животных нет со-знания, обобщественного, совместного знания, обобщенного в речи, памятниках культуры, образцах технологии, – всего того, что К. Поппер назвал «третьим миром», если считать первым реально существующий мир, а вторым его отражение в высшей нервной (психической) деятельности. Именно речь и произведения искусства делают возможной передачу как сведений о конкретных событиях (предметах), так и обобщенных понятий.

Обсуждая вопрос о возможности проникнуть в субъективный мир животного, равно как и в субъективный мир другого человека, Мак-Фарленд делает акцент на *понимании* состояния другого по внешним проявлениям этого состояния и приходит к совершенно справедливому выводу: «пытаясь судить о том, испытывают ли животные страдания, мы вынуждены делать такие предположения об их психичес-

ком состоянии, которые *не поддаются научной проверке*». Этот вывод совпадает с мнением Дж. Экклса. «Боль не может быть объективизирована. Только межличностная коммуникация подтверждает каждому из нас, что боль, которую мы чувствуем, есть реальность, а не иллюзия. Все другие люди обладают аналогичным чувством»¹. Иными словами, постижение субъективного мира другого человека достигается путем его переноса на наш собственный внутренний мир. Здесь обнаруживается познавательная функция сопереживания².

Дело в том, что помимо со-знания как обобщественного, разделяемого с другими знания мы обладаем не менее важной способностью к сопереживанию, сочувствию, состраданию – способностью своеобразного эмоционального резонанса, когда сигналы, свидетельствующие об эмоциональном состоянии другого живого существа, активируют нервные механизмы наших собственных эмоций. Феномен эмоционального резонанса обнаруживается и у животных. Л. А. Преображенская зарегистрировала у собак, наблюдающих болевое раздражение другой собаки, объективные признаки эмоционально отрицательного напряжения – учащение сердечных сокращений и нарастание суммарной мощности электрической активности гиппокампа мозга (тета-ритма). Устранение этого напряжения в случае, когда собака-«зритель» специальным рычагом выключает раздражение партнера, служило подкреплением инструментальной реакции «избавления».

Таким образом, не понимание, не логический анализ, а *сопереживание*, познавательная функция которого оказалась как бы в тени достижений рационалистического познания действительности, представляет собой окно в мир субъективных переживаний другого живого существа. Иного пути нет. Ф. Энгельс писал, что мы никогда не узнаем того, какими видят муравьи

¹ Eccles J. The Human Mystery. Berlin: Springer, 1979, p. 176.

² Симонов П. В. О познавательной функции сопереживания. – Вопросы философии, 1979, № 9, с. 137–142.

химические лучи. Кого это огорчает, со свойственным ему юмором заметил Энгельс, тому ничем нельзя помочь.

Заключая наш краткий вступительный очерк, мы берем на себя смелость утверждать, что русский перевод книги Мак-Фарленда дает хорошую и доступную широкому кругу читателей сводку современных представлений об эволюции, закономерностях и механизмах поведения животных.

Несколько слов хотелось бы сказать о

переводчиках книги: это канд. биол. наук Н. Ю. Алексеенко (гл. 11–19), канд. биол. наук Е. М. Богомолова и Ю. А. Курочкин (гл. 20–28) и канд. биол. наук В. Ф. Куликов (гл. 1–10). Чрезвычайно широкий диапазон проблем, затронутых автором книги, и своеобразие его стиля сделали задачу переводчиков достаточно сложной. Тем больше оснований с благодарностью отметить их нелегкий труд.

П. В. Симонов

Предисловие

Корни современного учения о поведении животных уходят в три различные отрасли знания — психологию, физиологию и зоологию. На основе этих традиционных отраслей науки возникли сравнительная психология и зоопсихология, эволюционный анализ поведения и этология, представляющая собой комбинацию трех перечисленных дисциплин. Тесное переплетение этих взаимосвязанных областей может поставить в тупик начинающего исследователя, и поэтому в начальных курсах обычно рассматривается лишь один подход. Студент-биолог, не знакомый с работами по сравнительной психологии, теряет так же много, как и студент-психолог, который не изучал эволюционный подход.

Эта книга представляет системную и цельную трактовку всей области поведения животных. Она предназначена как для биологов, так и для психологов, впервые изучающих курс поведения животных, при этом учитывается разница их подготовки в области биологии и психологии. В связи с этим пришлось тщательно определять и раскрывать каждую новую концепцию без ссылок на предыдущие курсы.

Дополнения, облегчающие обучение студентов

Я попытался сделать все возможное, чтобы книга стала наилучшим помощником в процессе обучения студентов. Все концепции рассматриваются на самом высоком уровне, однако при этом все понятия объяснены досконально, а все термины при первом употреблении выделены курсивом. Раскрывая ту или иную тему, я

постарался по возможности не привлекать математический аппарат.

Каждая из трех частей книги и каждый раздел, состоящий из трех глав, начинаются вводным обзором. Затем приводится краткая биография ученого, чьи работы сыграли наиболее важную роль в развитии того вопроса, который рассматривается в этом разделе. В конце каждой главы кратко сформулированы основные положения, которые следует запомнить, и приведены списки книг, рекомендуемых для дальнейшего чтения. Ссылки на оригинальные работы приводятся в тексте, а в конце книги помещен список литературы, в котором эти ссылки расшифровываются.

Благодарности

Я признателен своим коллегам, которые предоставили возможность использовать фотографии и иллюстрации. Я также весьма обязан специалистам, которые просматривали рукопись на разных стадиях ее подготовки. Всю ответственность за ошибки я возлагаю только на себя, однако их стало гораздо меньше благодаря этой очень важной помощи. Полный список этих специалистов приведен ниже. Особую благодарность за редакторскую помощь выражаю Нейвину Салливану (Navin Sullivan), Джереми Свинфену Грину (Jeremy Swinfen Green) и Полу Элиасу (Paul Elias). И наконец, я очень признателен Венди Идл (Wendy Eadle), Сюю Пуси (Sue Pusey) и Одри Веш (Audrey Wesch), которые помогли в подготовке рукописи.

Оксфорд, Англия
январь, 1985

Дэвид Мак-Фарленд

Список лиц, просмотревших рукопись

R. J. Andrew	Суссекский университет	Felicity	
Edwin		Huntingford	Университет в Глазго
M. Banks	Иллинойсский университет	P. J. Jarman	Университет в Новой Англии, Австралия
George	Калифорнийский университет, Беркли	Randall	Нью-Йоркский государственный университет
W. Barlow		Lockwood	Квинслендский университет, Австралия
C. J. Barnard	Ноттингемский университет	Glen	Ливерпульский университет
D. W. Dickins	Ливерпульский университет	McBride	
Douglas	Квинслендский университет, Австралия	G. A. Parker	Ливерпульский университет
D. Dow		John Staddon	Университет Дьюка
H. Carl	Миссурийский университет, Колумбия	William	
Gerhardt		Timberlake	Индианский университет
Jeremy Hatch	Массачусетский университет, Бостон		

1. Введение в изучение поведения животных

При изучении поведения животных можно использовать различные подходы. Поведение можно рассматривать с точки зрения его становления в эволюции, с точки зрения той выгоды, которое оно приносит животному, можно также рассматривать его психологические или физиологические механизмы. Выбор подхода определяется тем, что именно вы хотите знать о поведении животного. В этой книге мы остановимся на большом числе способов изучения поведения животных, а также проанализируем множество аспектов поведения – от простых реакций примитивных животных до психической деятельности высших обезьян.

1.1 Вопросы, которые возникают при изучении поведения

Животные в своей естественной среде обитания обычно прекрасно приспособлены к конкретным условиям. Например, серебристая чайка устраивает гнездо на земле, где и яйца, и птенцов могут съесть хищники. Как мы увидим дальше, гнездо хорошо замаскировано, и насиживающие птицы охраняют его, насколько это в их силах. Самец и самка по очереди отправляются за пищей, в то время как один из них остается на гнезде или вблизи него. Изучены многие аспекты поведения серебристых чаек, в том числе их отношение к хищникам, реакции на выкатившееся из гнезда яйцо, взаимопомощь самца и самки и т. д. Помимо вопросов, касающихся механизмов поведения, например что именно позволяет птице узнавать яйцо, ученые задаются вопросами другого рода, например почему окраска яиц индивидуальна или почему насиживающая птица

иногда участвует в церемониях гнездо-строительного поведения, когда другой член насиживающей пары сменил ее на гнезде. Вопросы, связанные с адаптивностью поведения, в корне отличаются от вопросов о том, как работают конкретные механизмы, и требуют совсем другого подхода. Предположим, мы спрашиваем: «Почему птицы сидят на яйцах?» (рис. 1.1 и 1.2). Ответ в значительной степени зависит от того, как поставить вопрос. Рассмотрим четыре возможных варианта.

1. Почему птицы сидят на *яйцах*?
2. Почему птицы *сидят* на яйцах?
3. Почему *птицы* сидят на яйцах?
4. Почему птицы сидят на яйцах?

Очевидно, выделяя различные части вопроса, мы получим различные ответы. В первом варианте вопрос состоит в том, почему птицы сидят именно на *яйцах*, а не на камнях или цветках. Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо показать, что характерные признаки яйца, такие, как форма или окраска, вызывают реакцию насиживания. Для того чтобы выяснить механизм узнавания птицами яиц, было проведено множество экспериментов; оказалось, что решающую роль здесь играют форма, размеры и окраска (см. гл. 12.6).

Во втором варианте вопроса акцент ставится на том, что птицы *делают*: они *сидят* на яйцах, а не стоят на них и не едят их. В этом случае ответ следует давать исходя из понятий мотивации животных: птицы сидят на яйцах, когда они выводят птенцов, но они могут съесть их, когда ищут пищу. Исследователь должен четко представить себе, что он вкладывает в понятие «выводят птенцов» и «ищут пищу», а эта задача требует знания физиологии животных.



Рис. 1.1. Гнездо серебристой чайки с типичной кладкой из трех яиц защитной окраски. (Фотография Nigel Ball.)



Рис. 1.2. Серебристая чайка, насиживающая яйца. (Фотография Jim Shaffery.)

Если вопросы 1 и 2 предполагают ответы, касающиеся непосредственных причин или механизмов, то вопрос 3 заключает в себе причинно-следственную зависимость другого порядка. Почему именно *птицы*, а не кошки или свиньи сидят на яйцах? Ответ состоит в том, что птицам присуще наследственное свойство откладывать яйца, в связи с чем у них развиваются поведенческие механизмы, предполагающие и соответственное с ними обращение. Для развития такого поведения в конечном счете необходимо участие генетических факторов. Способ, посредством которого такие признаки передаются от одного поколения другому, является предметом изучения генетики поведения – важного раздела науки о поведении.

Отвечая на четвертый вариант вопроса, мы можем сказать, что птицы сидят на яйцах, чтобы из них вылупились птенцы. Может быть, птицы и не предвидят последствий своего поведения, но только те птицы, которые запрограммированы на такое поведение, оставляют потомство. Эти доводы, выдвинутые впервые Чарлзом Дарвином, предполагают, что значение любого наследуемого признака для выживания определяется естественным отбором; иными словами, то, насколько успешно признак переходит от одного поколения другому в дикой популяции, определяется успехом размножения родительских особей и значением этого признака для выживания животных в неблагоприятных условиях, таких, как недостаток пищи, наличие хищников, соперничество при размножении.

Таким образом, отвечать на вопросы о поведении можно с разных позиций. В общем, зоопсихологи интересуют механизмы, которые контролируют поведение, а биологи-эволюционисты хотят понять, как сложились эти механизмы. Этологи считают, что различие между механизмами и программой поведения имеет фундаментальное значение при изучении поведения животных. Птицы сидят на яйцах, потому что делать это их вынуждают определенные механизмы. Они запрограммированы сидеть на яйцах (естественным отбором), поскольку в результате такого поведения осуществляется функ-

ция, важная для их выживания и воспроизведения. Для того чтобы полностью понять поведение животных, необходимо с одинаковой тщательностью изучать вопросы, связанные как с программой, так и с механизмами.

В этой книге мы придерживаемся точки зрения этологов, в равной степени уделяя внимание как механизмам, так и эволюции поведения. Другой путь к пониманию различий – рассматривать разнообразие способов, которыми животные адаптируются к изменениям условий окружающей среды. В этом случае мы прежде всего должны различать *генотипические адаптации*, при которых приспособление к условиям имеет генетическую основу и появляется в процессе эволюции в результате естественного отбора, и *фенотипические адаптации*, которые развиваются у отдельного животного и не закреплены генетически. В качестве примера генотипической адаптации можно привести защитную окраску *Leucorampha*, которую она использует, чтобы отпугивать хищников. Эта гусеница обычно держится на нижней поверхности листа или ветки спинной стороной вниз. Потрясенная, она поднимает голову и раздувает ее. Голова с ложными глазами на ней напоминает голову змеи (рис. 1.3). Такая демонстрация обычно отпугивает мелких птиц и других хищников (Edmunds, 1974). В процессе эволюции эти гусеницы приспособились спастись от хищных птиц, используя их страх перед змеями. Здесь не имеется в виду, что отдельные гусеницы обладают особыми способностями; это просто означает, что у тех гусениц, которые наследуют способность реагировать на опасность соответствующим образом, больше шансов на выживание, чем у тех, у которых такой способности нет.

Эволюционные адаптации в механизмах насживания можно выявить при сравнении поведения птиц, устраивающих гнезда на выступах скал, с поведением их близких родственников, гнездящихся на относительно плоской земле (см. разд. 5.4). Когда мы говорим, что обыкновенная моевка обладает различными поведенческими адаптациями, позволяющими ей гнездиться на скалах, мы подразумева-

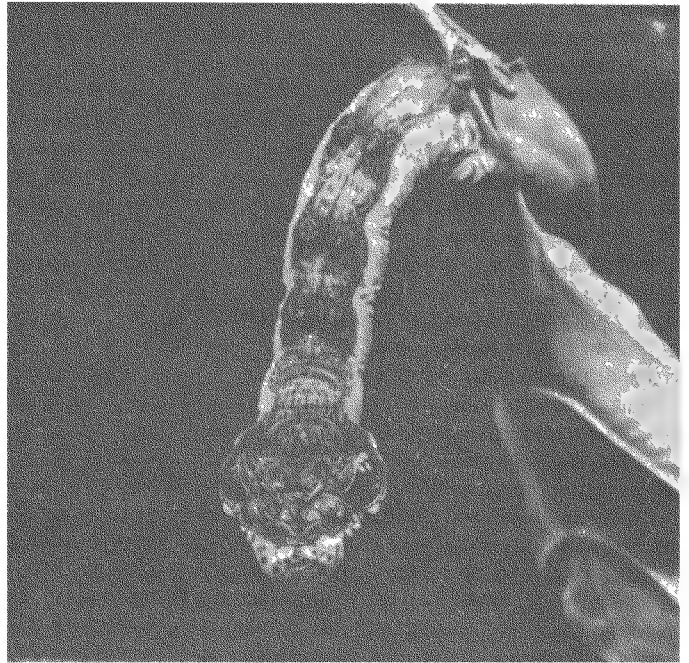


Рис. 1.3. Гусеница южно-американского бражника (*Leucorampha*), имитирующая змею *Bothrops schlagelli*. (Фотография Nicholas Smythe.)

ем под этим, что те особи, у которых проявляются элементы поведения, соответствующие условиям гнездования на скалах, оставляют больше потомков, чем особи, у которых соответствующее поведение развито в меньшей степени.

Фенотипические адаптации включают различные процессы, такие, как научение, взросление и временные физиологические приспособления. Например, чайка, насиживающая яйца, в холодный ветреный день поворачивается против ветра, сидит на яйцах плотно, и ее теплопродукция увеличивается. В жаркий солнечный день она прикрывает яйца только для того, чтобы защитить их от солнца, трепещет расправленными крыльями и проявляет другие формы поведения, способствующего охлаждению яиц. Все это краткосрочные поведенческие и физиологические адаптации к изменению погодных условий.

Некоторые птицы способны научиться узнавать свои яйца по их окраске (Vaerends, Drent, 1982). Эта форма адаптации посредством научения, возможно, позволяет им быть готовыми к изменениям в состоянии кладки в результате деятель-

ности хищников или других нарушений. Способность отдельных особей реагировать соответствующим образом на изменяющиеся обстоятельства путем научения или физиологических адаптаций — важное свойство животных, так как они живут в постоянно меняющихся условиях среды.

Биологи достаточно широко используют термин *адаптация*, однако при этом у них существует, как правило, точное разделение таких понятий, как эволюционные, или генотипические, адаптации и индивидуальные, или фенотипические, адаптации. Во время путешествия на корабле «Бигль» Дарвин отметил множество замечательных адаптаций, типичных для определенных условий, и счел их свидетельством эволюции. Например, разные виды галапагосских вьюрков значительно отклонились в процессе эволюции от общего предка. И эти отклонения несомненно адаптивны, в чем можно убедиться, сравнивая вьюрков с другими птицами. Это особенно наглядно проявляется на примере их клювов (рис. 1.4), но это справедливо также в отношении множества других признаков, связанных с их поведением. Так, насекомоядные дре-

весные вьюрки проворно снуют среди ветвей, как синицы; дятловые вьюрки лазают по вертикальным стволам и обследуют щели; славковые вьюрки своими быстрыми порхающими движениями напоминают настоящих славков; и наконец, земляные вьюрки обитают на земле. Ведущие происхождение от обычных вьюрков, галапагосские вьюрки стали похожими на синиц, дятлов или славков в зависимости от их образа жизни. Образование ряда новых видов от одного предкового вида – как результат адаптации к разнообразным местообитаниям – называется *адаптивной радиацией*. Галапагосские вьюрки являют собой классический пример адаптивной радиации. Другой хорошо известный пример сумчатые млекопитающие Австралии, среди которых можно встретить травоядных, насекомоядных, хищников, роющих, лазающих по деревьям и планирующих животных.

Галапагосские вьюрки служат не только иллюстрацией к понятию адаптивная радиация, но и демонстрируют эволюционную конвергенцию с видами в других частях света. Так, мы говорим о «славковых вьюрках» или «дятловых вьюрках» потому, что мы признаем сходство между ними и настоящими славками и дятлами. *Конвергентная эволюция* имеет место, когда различные виды заселяют сходные местообитания. В результате это порой приводит к удивительному сходству во внешнем облике и поведении у неродственных видов (рис. 1.5).

1.2. Исторический очерк

Научный подход к изучению поведения животных ведет свое начало с работ натуралистов XVIII в., таких, как Уайт (White, 1720–1793) и Леруа (Leroü, 1723–1789), однако именно Чарлз Дарвин (1809–1882) считается основоположником научного подхода к изучению поведения животных. Дарвин повлиял на развитие этологии в трех главных направлениях. Во-первых, его теория естественного отбора послужила основой для того, чтобы рассматривать поведение животных с эволюционной точки зрения, – это ключевой аспект современной этологии. Во-вторых, взгляды

Дарвина на инстинкт могут считаться непосредственно предшествующим взглядам основателей классической этологии (см. гл. 20). В-третьих, огромное значение имеют поведенческие наблюдения Дарвина, в особенности те, которые основаны на его убеждении в эволюционном единстве человека и других животных. Например, в своей книге «Происхождение человека и половой подбор» (1871) Дарвин пишет: «Мы наблюдали, что рассудок и интуиция, разнообразные чувства и способности, такие, как любовь, память, внимание, любопытство, подражание, сообразительность и др., которыми гордится человек, можно обнаружить в зачаточном, а иногда даже и в хорошо развитом состоянии у низших животных». В своей книге «Выражение эмоций у человека и животных» (1872) Дарвин развивает эту мысль: Некоторые проявления чувств у человека, такие, как вздыбливание волос в состоянии сильного страха или оскаливание зубов при неистовой ярости, едва ли, можно понять, если исключить из рассмотрения мнение, что когда-то человек пребывал на более низкой стадии и был подобен животному».

Друг и последователь Дарвина Романес (Romanes) энергично продолжил работы Дарвина по поведению животных, и его трактат «Умственные способности животных» (1882) явился первым обобщением по сравнительной психологии. Однако Романес был не очень критичен в оценке имеющихся данных. Он наделял животных умственными способностями, такими, как разум, и чувствами, такими, как ревность. Это с возмущением отверг Морган (Morgan). В своем «Введении в сравнительную психологию» (1894) Морган сформулировал свое знаменитое правило: «Мы ни в коем случае не можем представлять какое-либо действие как результат проявления более высоких психических способностей, если его можно объяснить результатом проявления способностей, которые стоят ниже на психологической шкале». Такая позиция привела к значительному улучшению контроля экспериментов и оценки результатов. Этот более скептический подход к поведению животных лег в основу бихевиористской

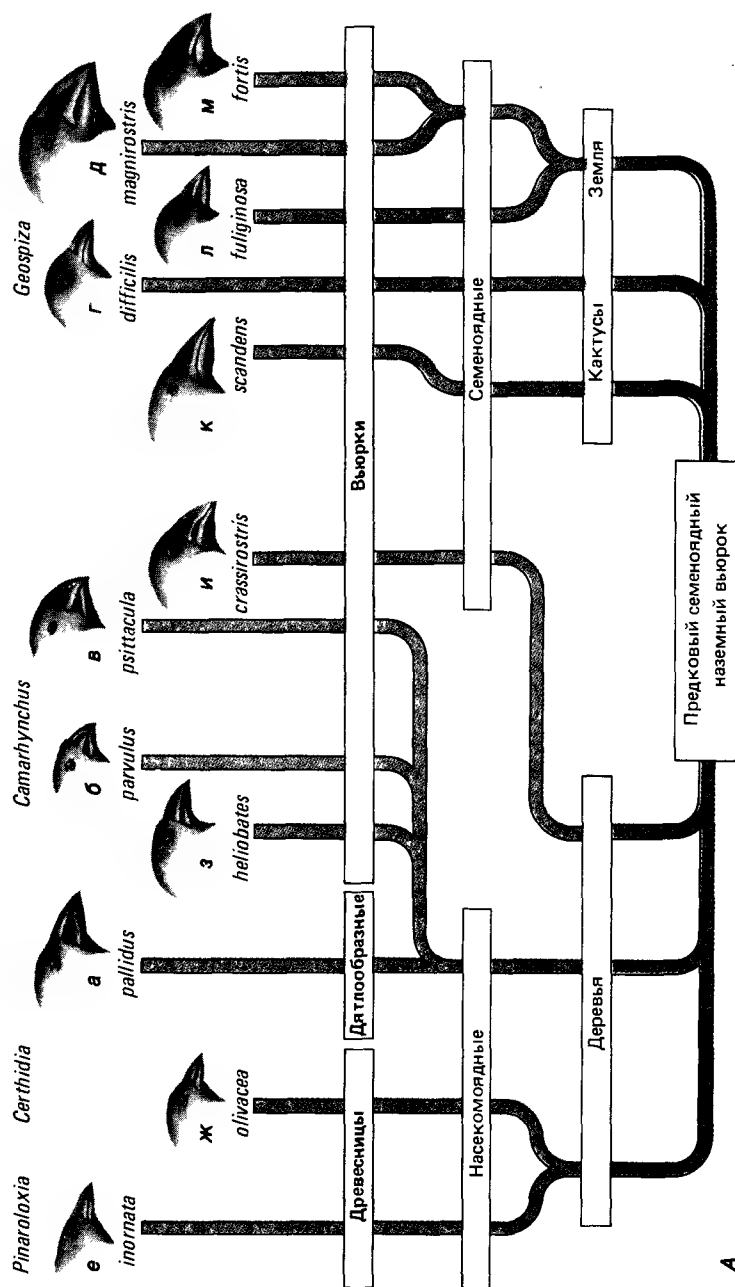


Рис. 1.4.

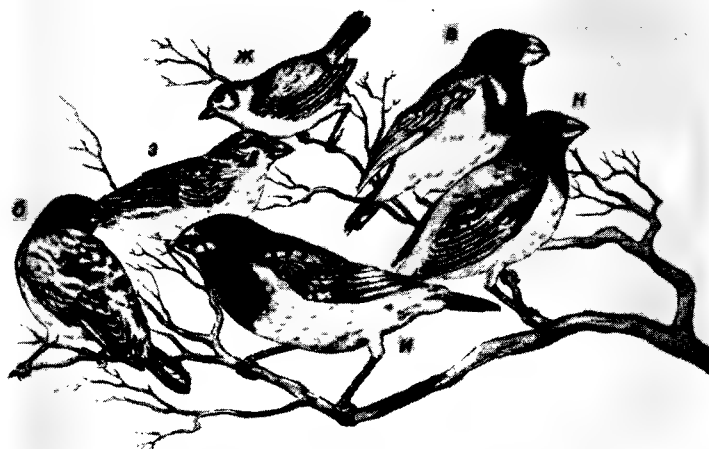


Рис. 1.4. Адаптивная радиация дарвиновых вьюрков от общего предка – семеноядного наземного вьюрка (А). Изоляция на Галапагосских островах вызвала интенсивную конкуренцию и последующую специализацию по питанию. Б. Это привело к развитию различных типов клюва, которые мы наблюдаем у современных видов.



а *Camarhynchus pallidus*; б *Camarhynchus parvulus*; в *Camarhynchus psittacula*; г – *Geospiza difficilis*; д *Geospiza magnirostris*; е *Pinaroloxia inornata*; ж – *Certhidia olivacea*; з *Camarhynchus heliobates*; и – *Camarhynchus crassirostris*; к *Geospiza scandens*; л *Geospiza fuliginosa*; м *Geospiza fortis*; н *Camarhynchus pauper*; о *Geospiza controstris*.

школы в зоопсихологии, родоначальником которой был Уотсон (Watson, 1913).

Бихевиористы считают, что психология изучает поведение само по себе, а не проявления психической деятельности. В своей крайней форме бихевиоризм отвергает все ссылки на внутренние процессы при объяснении поведения. Эта точка зрения оказала большое влияние на развитие психологии в Америке. Она привела к значительному усовершенствованию экспериментальных методик и улучшению интерпретации полученных результатов. Однако подход бихевиористов подвергся критике, в особенности со стороны европейских этологов Конрада Лоренца и Никко Тинбергена, за его бесплодность и

оторванность от реальности. Эти исследователи считали, что поведение животных необходимо изучать в естественной обстановке, а не в лаборатории. Лоренц подчеркивал важность тщательных наблюдений, а Тинберген показал, что в естественных условиях можно проводить глубокие по замыслу эксперименты.

В основе современного подхода к изучению поведения животных лежат как взгляды бихевиористов, так и взгляды ранних этологов. К тому же современная этология многое черпает из традиций физиологии с ее упором на объяснение поведения, исходя из функций нервной системы. В этой книге мы будем изучать все три подхода к поведению животных.

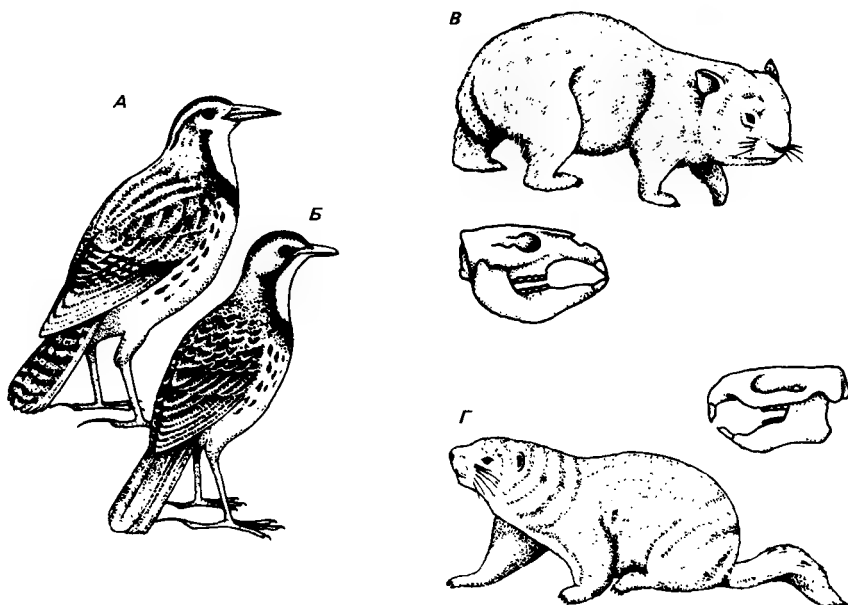


Рис. 1.5. Конвергентная эволюция приводит к сходству во внешнем облике и в поведении неродственных видов. На рисунке изображены: *А* - луговой восточноамериканский трупиял (*Sturnella magna*), обитающий в Америке, и *Б* желтогорлый длинношпорцевый конек (*Macronyx croceus*), обитающий в Африке; *В* австралийский вомбат (*Phascolonus ursinus*) и *Г* лесной североамериканский сурик (*Marmota monax*). (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, Oxford University Press, 1981.)

1.3. Как построена эта книга

Эта книга разделена на три большие части. В первой части мы рассмотрим эволюционный подход к поведению, во второй - причинные механизмы поведения и в третьей части сложное поведение, для объяснения которого используются оба этих подхода. Предполагалось, что такое построение книги даст возможность читателю в полной мере усвоить один подход, прежде чем перейти к следующему. Учащиеся слишком часто путают механические и конструктивные подходы, поэтому с трудом усваивают темы, в которых эти два подхода неизбежно переплетены. В соответствии с этим обсуждение таких тем отнесено в третью часть книги.

Книга состоит из 28 глав: за этой вводной главой следует девять разделов, каждый из которых включает по 3 главы, охватывающие отдельный аспект учения о поведении животных; разделу предпосылается очерк о выдающемся исследовате-

ле, сыгравшем важную роль в развитии этого аспекта. Цель такого построения - дать ощущение непрерывности науки, в которую вы, читающий сейчас эту книгу, возможно, сделаете вклад в будущем. Объединение глав в разделы позволяет безболезненно пропустить какой-либо раздел, если читатель хорошо знаком с данной областью. Целый ряд тем сначала представлен в книге на элементарном, а затем на более высоком уровне; этим мы стремились облегчить пользование книгой студентам с разной научной подготовкой. Предполагается также, что эта книга будет служить и введением в упомянутые три основных способа изучения поведения.

Поведение животных можно изучать в естественных условиях и в лаборатории. В естественных условиях животное свободно демонстрирует весь комплекс поведенческих реакций, которые первоначально были открыты путем наблюдений. Традиционный подход - прямые визуальные

наблюдения в последние годы дополняется непрямыми методами, основанными на использовании технических достижений, таких, как звукозапись и радиотелеметрия. Естественное поведение животных можно изучать и посредством экспериментов, включающих определенные изменения среды обитания животного (см. гл. 6 и 23).

В лаборатории исследователь в значительной степени контролирует среду, в которой находится животное, и поэтому может тщательно планировать эксперименты для проверки конкретных гипотез, объясняющих различные стороны поведения животных. Этот подход особенно важен при изучении сенсорных способностей

животных (гл. 12 и 13) и научения у животных (гл. 17 и 18). Помимо лабораторных исследований все большее значение для понимания поведения животных приобретают физиологические эксперименты. Физиологический подход к изучению поведения пропагандировался уже давно, но лишь сравнительно недавно с его помощью были получены ценные данные (см. гл. 11 и 12).

Поведение животных достаточно сложно, и для того, чтобы хорошо его понять, необходим широкий набор теоретических и практических подходов. И именно междисциплинарный подход делает поведение животных такой захватывающей областью исследований.

Часть I.

Эволюция поведения

В первой части книги мы обсудим поведение животного с эволюционной точки зрения. Со времен Чарлза Дарвина стало возможным объяснить роль поведения в выживании и размножении животного. Если глаза, уши, ноги или крылья можно считать механизмами, предназначенными для конкретного образа жизни животного, то к ним же можно отнести и механизмы, контролирующие поведение. Итак, мы можем спросить, почему у животного наблюдаются определенные типы поведения, и ожидать, что ответ можно найти, исходя из эволюционной истории вида.

Эволюционные объяснения такого рода требуют определенных знаний генетики и развития поведения, теории естественного отбора и эволюционной теории в связи с социальным поведением животных. Первые три раздела этой книги посвящены трем перечисленным проблемам.

Этот раздел, состоящий из трех глав, вводит читателя в область генетики поведения. В гл. 2 рассматриваются законы Менделя и клеточные основы наследственности. В гл. 3 приводятся данные, касающиеся развития поведения в онтогенезе и проблемы врожденного поведения. Гл. 4 посвящена генетике поведения; она включает обсуждение действия мутаций, полигенной наследственности и наследуемости поведения.

Грегор Мендель (1822–1884)



(BBC Hulton Library)

Рожденный в крестьянской семье, Грегор Мендель обучался в монастыре и был посвящен в духовный сан в возрасте 25 лет. Он готовился стать учителем, но не выдержал квалификационные экзамены на право преподавания естественной истории в школе высшей категории. В 1856 г. он стал учителем в школе более низкой категории, ученики которой его очень любили. Мендель начал свои исследования в 1858 г. в саду при монастыре в Брно (Моравия). Полученные результаты и их теоретические обоснования были изложены в докладе, прочитанном на заседании Брненского естественнонаучного общества в 1865 г., и опубликованы в трудах этого общества в 1866 г. Работа Менделя оставалась неизвестной широкому научному миру по 1900 г., когда на нее обратили внимание более или менее одновременно и независимо друг от друга три исследователя Корренз, фон Чермак и де Фриз (Correns, von Tschermak, de Vries). Ее значение быстро оценили, а результаты, полученные Менделем, были подтверждены и расширены.

Все свои основные опыты Мендель провел на обычном садовом горохе. Его особенно интересовали такие признаки гороха, которые четко различаются у разных особей. К числу таких признаков относятся окраска цветков (красная или белая), форма плода (гладкая или

с перетяжками), окраска и форма семян (зеленые или желтые, гладкие или морщинистые), расположение цветков (пазушные или верхушечные), длина стебля (длинный или короткий). Мендель высеивал каждый сорт отдельно. Вручную перекрестно опылив выросшие растения, он получил различные гибриды на разных делянках. Не пытаясь оценить поколения в целом, он изучал наследование определенных признаков у всех потомков конкретной пары. На основе полученных данных Мендель сформулировал законы наследственности, произведшие революцию в биологии. В 1866 г. Мендель написал знаменитому биологу Карлу фон Негели, который использовал в качестве экспериментального объекта ястребинку. Описав свои опыты и сформулировав гипотезы, Мендель попросил помощи у Негели и предложил повторить проведенные им эксперименты на ястребинке. Однако сообщение Менделя не произвело впечатление на Негели, и он предложил Менделю продолжить работу на большем числе экземпляров гороха. Мендель к этому времени провел наблюдение уже на 13 000 растений гороха и теперь пытался повторить работы Негели на ястребинке. Но эти растения малы, их трудно опылять искусственно, и они не годятся для работ по генетике. Некоторое время Мендель упорствовал, но успеха не достиг. Негели предложил вырастить семена гороха в ботаническом саду в Мюнхене, и Мендель послал ему 140 пакетов. Однако Негели не вырастил эти семена и не сослался на Менделя, публикуя свою основную работу в 1884 г. Забавно, что фон Негели, первым открывший и описавший хромосомы под микроскопом в 1842 г., так и не понял важности работ Менделя. Связь между хромосомами и менделевской наследственностью была установлена лишь в 1914 г. В 1875 г. монастырь в Брно был втянут в налоговую тяжбу, и Менделю, бывшему прелатом в этом монастыре, не осталось времени для наблюдений. Умер он в 1884 г.

После опубликования теории естественного отбора Чарлза Дарвина острый интерес ученых вызвал вопрос о том, как наследуются признаки и как поддерживается изменчивость у потомства. Фон Негели, знаменитый благодаря своим работам по клеточному строению тканей, провел эксперименты по скрещиванию на ястребинке. Бэтсон (Bateson) опубликовал свои обширные исследования по наследственности и изменчивости в 1894 г. Голландский ботаник Гуго де Фриз обнаружил, что измененные растения энотеры появляются от нормальных растений и, по-видимому, дают потомков такого же генотипа; он назвал эти внезапные резкие изменения мутациями. В 1868 г. Дарвин опубликовал свою книгу «Изменения животных и растений под влиянием одомашнивания», в которой он выдвинул идею пангенеза, гласившую, что каждая клетка тела выделяет мельчайшие «геммулы», содержащие информацию о ней. «Они размножаются и собираются вместе в почках и половых элементах». Однако до 1900 г., пока не получили признания работы Грегора Менделя, генетику нельзя было увязать с теорией эволюции путем естественного отбора и с развивающейся клеточной физиологией.

В этой главе будет показано, каким образом работы Менделя позволили прийти к современному пониманию клеточных основ наследственности, генетических изменений и природы гена. Генетика имеет фундаментальное значение при исследовании поведения животных, поскольку многое в поведении определяется генетическим своеобразием животного. Постигнув законы генетики, мы сможем понять природу такого влияния.

2.1. Естественный отбор и поведение

Естественный отбор оперирует с физическими признаками, или *фенотипом*, особи; в число таких признаков входит и ее поведение. У особи мыши, которая не пытается спастись от хищника, меньше шансов выжить, чем у мыши, которая делает это, а мышь, которая не использует благоприятную возможность для получения пищи, также окажется в невыгодном положении. Таким образом, к признакам, имеющим важное значение для выживания животного, мы можем отнести не только его морфологические признаки, но и характер поведения. Более того, соотношение между различными типами поведения также может быть важным. Например, мышь, которая уделяет слишком много внимания пище, может не заметить приближающегося хищника, а мышь, которая слишком боится хищников, может упустить возможность для получения пищи. Такие соображения наводят на два важных вопроса о связи между естественным отбором и поведением: 1) как можно определить или продемонстрировать значение для выживания конкретных типов поведения? 2) существует ли для животного наилучший способ распределить свое время между различными видами активности, возможными при данных условиях? На первый из этих вопросов мы ответим в разд. 6.1. Второй вопрос несколько сложнее и освещается в гл. 24.

Эффективность естественного отбора в изменяющихся популяциях зависит от степени, в которой наследуются фенотипические признаки. Дарвин знал, что среди потомков от любых конкретных роди-

телей обычно наблюдается изменчивость и наличие этой изменчивости лежит в основе его теории, однако он не мог сказать, как возникает изменчивость. Лишь в 1858 г. Грегор Мендель, моравский монах, начал эксперименты по скрещиванию растений. Он описал свои результаты в 1865 г., но в относительно малоизвестном издании, и они привлекли внимание научного мира лишь в 1900 г., уже после смерти Дарвина. Мендель показал, что наследственные признаки не смешиваются, они дискретны: потомки наследуют отдельные частицы, которые мы теперь называем генами. Открытие заново работ Менделя привело к созданию Р. А. Фишером и другими исследователями в 1930 г. генетической теории естественного отбора. Согласно этой теории, в основе механизма действия естественного отбора лежит изменчивость, существующая в популяциях свободно скрещивающихся животных.

При изучении поведения животных важно знать, в какой степени наследуются конкретные поведенческие признаки. Эти знания позволяют нам оценить степень действия отбора на поведенческие признаки и, кроме того, выявляют различия между врожденным и приобретенным поведением – вопрос, вызывающий постоянные дискуссии с далеко идущими в философию и политику выводами.

В гл. 4 рассматривается генетика поведения. Для тех целей, которые мы преследуем в данной книге, важно понимать, что эффективность влияния естественного отбора на эволюцию зависит от того, насколько поведение контролируется генетически. Эволюция поведения осложняется тем, что естественный отбор не всегда является единственным важным механизмом. У некоторых животных поведенческие признаки могут эволюционировать при участии других механизмов; у человека, в частности, – посредством культурной преемственности. Особи могут научиться различным навыкам, заимствуя их друг у друга (см. гл. 27), и таким образом информация переходит от одного поколения к другому. Поведение птиц и млекопитающих есть результат сложного взаимодействия генетических факторов и приобре-

тенного опыта. Чтобы разобраться в этом взаимодействии, этолог должен быть знаком с основами генетики.

2.2. Законы Менделя

Большую часть экспериментов Мендель проводил на садовом горохе. В одном из экспериментов он скрестил растения с красными цветками и растения с белыми цветками: у всего потомства цветки оказались красными. Затем он произвел скрещивание между особями дочернего поколения и получил 705 растений с красными цветками и 224 растения с белыми. Эти результаты важны в двух отношениях. Прежде всего в первом дочернем поколении не было растений с белыми цветками, а во втором поколении такие растения были. Кроме того, отношение красных и белых цветков во втором поколении составляло 3:1. Дарвин также проводил эксперименты на горохе и также получил отношение 3:1. Однако Мендель установил это и другие важные отношения в многократно повторенных экспериментах. Помимо этого, он понял причину исчезновения одного из родительских типов (белого) среди потомков первого поколения. Мендель предположил, что у каждого растения гороха окраску цветков, так же как и любой другой признак, определяют два наследственных фактора. Один фактор доминирует над другим, поэтому когда в растении присутствуют два разных фактора, цветки могут быть только одной окраски. Следовательно, у растений с белыми цветками имеются два белых фактора, тогда как у растений с красными цветками – два красных или красный и белый факторы. Такой способ рассуждений позволил Менделю объяснить все наблюдавшиеся соотношения типов потомства и сформулировать законы наследования, совершившие переворот в биологической науке.

На основе своих экспериментов по скрещиванию гороха Мендель пришел к ряду заключений:

1. Наследственность дискретна, и генетический вклад каждого родителя одинаков. Генетический материал одного родителя не смешивается или не сливается с

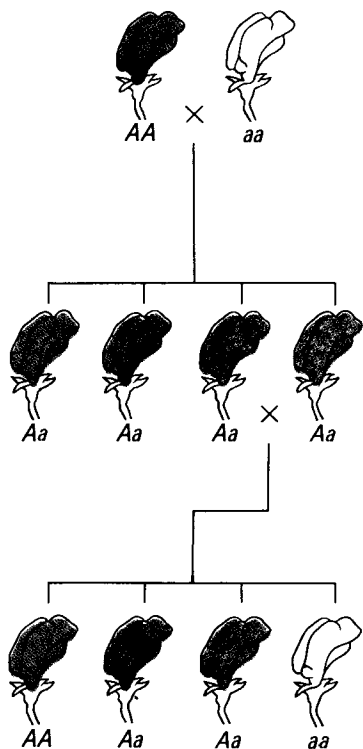


Рис. 2.1. Схема опытов Менделя по скрещиванию сортов гороха, различающихся по окраске цветков (красные и белые). Красная окраска (*A*) доминирует над белой (*a*).

генетическим материалом другого родителя. Дискретные факторы Менделя теперь называют *генами*.

2. Любой признак, проявляющийся в строении или внешнем виде особи, контролируется парой генов, каждый из которых наследуется от одного родителя. Совокупность этих внешних признаков называется *фенотипом*.

3. Каждый ген может существовать в двух или более альтернативных формах, называемых теперь *аллелями*. Совокупность всех генов особи называется *генотипом*. Таким образом, при двух аллелях возможны три их комбинации. У особи, содержащей два альтернативных аллеля *A* и *a*, возможны три генотипа: *AA*, *aa* и *Aa*. Если особь несет два одинаковых аллеля, как в первых двух случаях, то говорят, что особь *гомозиготна* по данному признаку. Если особь несет по одной

копии альтернативных аллелей, как в третьем случае, то говорят, что этот организм *гетерозиготен*.

4. Один аллель может доминировать над другим, и в этом случае недоминантный аллель называют *рецессивным*. Доминантные гены определяют фенотип в гомозиготном и гетерозиготном состояниях. Рецессивные гены определяют фенотип только в гомозиготном состоянии (рис. 2.1).

5. Из альтернативных генов каждого родителя потомком наследуется только один. Другую копию потомок получает от другого родителя. Таким образом, в первом дочернем поколении (F_1) возможен только один фенотип (первое поколение, следующее за межсортным скрещиванием), но более одного во втором дочернем поколении (F_2) (рис. 2.1). Этот закон *расщепления* (иногда называемый *первым законом Менделя*) дает в результате типичное менделевское отношение фенотипов 3:1 (рис. 2.1).

6. Если две или более пар генов расщепляются одновременно, то распределение какого-либо одного гена не зависит от распределения остальных. Это называется законом *независимого распределения генов* или *вторым законом Менделя*. Из этого закона следует, что признаки, проявляющиеся вместе в одном поколении, не обязательно должны проявиться у одной особи в следующем поколении (рис. 2.2).

Законы наследования Менделя справедливы для многих видов растений и животных, но они все же не носят универсальный характер. Одно из отклонений от классического менделевского расщепления является следствием вариабельности связи между наследственной структурой, или генотипом, и наблюдаемыми признаками, или фенотипом. Для большинства признаков, изученных Менделем, доминирование альтернативного аллеля было полным. Однако теперь мы знаем, что существует определенный диапазон возможных проявлений гена (рис. 2.3) и что доминирование не всегда бывает полным.

Другое осложнение простой менделевской картины заключается в том, что данный ген может влиять на множество разных признаков. Это явление известно

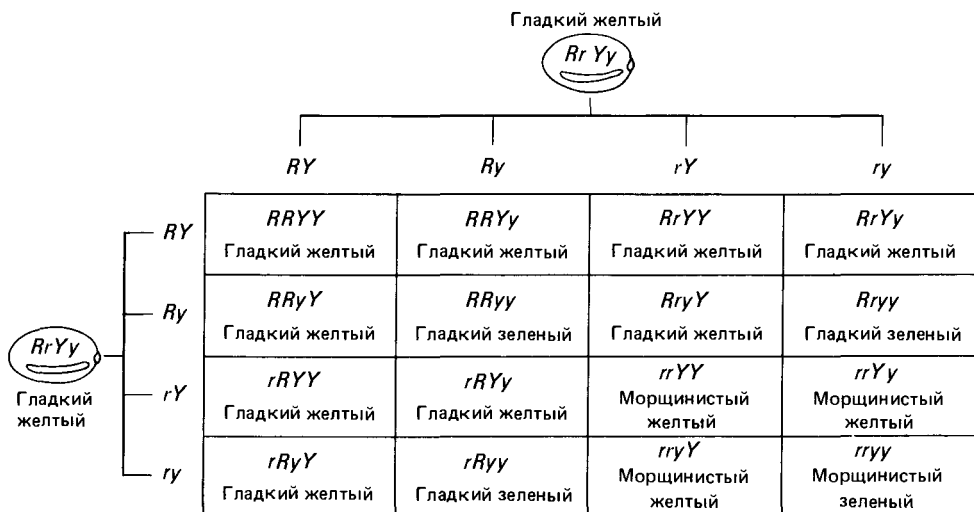


Рис. 2.2. Скрещивание двух гибридов первого поколения (F_1) в одном из опытов Менделя на горохе. Гладкие семена (R) доминируют над морщинистыми (r), а желтые (Y) над зелеными (y).

как *плейотропия*. Впервые плейотропию в поведении продемонстрировал Стёртевант (Sturtevant) в 1915 г. Работая с плодовой мушкой *Drosophila*, он обнаружил, что самцы мух предпочитают спариваться с мутантными самками, имеющими белые глаза или желтое тело. Кроме того, он обнаружил, что самки разных типов избегают спариваться с желтотелыми и белоглазыми самцами. Эти результаты связаны с проявлением плейотропии, поскольку и у белоглазых, и у желтотелых мутантов в качестве побочного эффекта наблюдается снижение общего уровня активности. Поскольку нормальные активные самки имеют тенденцию избегать самцов, мутантные самки оплодотворяются чаще. Точно так же, поскольку самцы должны найти самок, чтобы спариться с ними, у неактивных мутантных самцов шансы на успех ниже, чем у их нормальных соперников. Другими словами, мутантные гены плейотропны, т.е. один ген обуславливает проявление нескольких признаков. В ситуации, где спаривание происходит случайным образом, мутантные мухи будут элиминироваться из популяции вследствие их низкой сексуальной активности.

Отклонение от простых менделевских законов может быть обусловлено также взаимодействием генов. Если два или бо-

лее генов определяют один признак, то в результате их взаимодействия могут появляться особи с новым фенотипом. Например, форма гребня у домашних кур определяется двумя генами, R и P . Доминантный ген R дает розовидный гребень (рис. 2.4), а его рецессивный аллель r в гомозиготном состоянии — простой гребень. Доминантный ген P дает гороховидный гребень, а его рецессивный аллель p — простой. Если гены R и P окажутся вместе в одном генотипе, то в результате их взаимодействия образуется ореховидный гребень, который не детерминирован ни одним из этих генов самостоятельно.

Другая форма взаимодействия генов — *комплементарность генов*; в этом случае гены взаимозависимы, и ни один из них не может определить фенотипический признак без другого. Иногда один ген маскирует действие другого. Это явление называют *эпистазом*. Эпистаз похож на доминирование, но доминирование включает различные аллели, а эпистаз — различные гены.

Ген-модификатор может изменять экспрессию другого гена. Так, например, цвет глаз у человека определяется в основном одной парой генов. Ген B детерминирует карие глаза, а ген b — голубые. Генотипы BB и Bb определяют карие глаза,

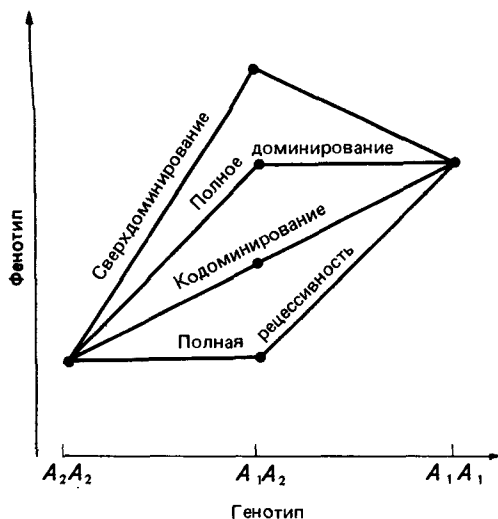


Рис. 2.3. Графическое представление четырех различных типов экспрессии генов. (По McClearn, DeFries, 1973.)

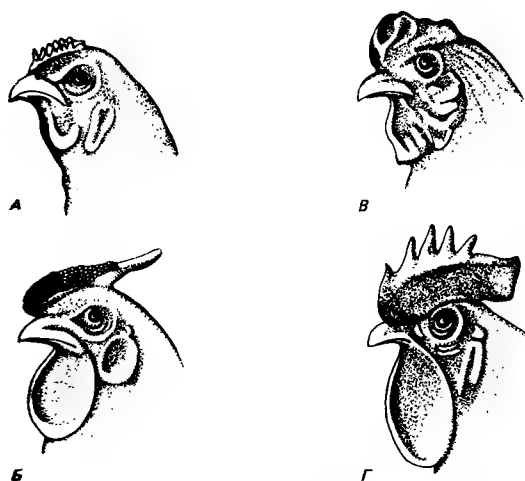


Рис. 2.4. Типы гребня у кур. А — гороховидный; Б — розовидный; В — ореховидный; Г — листовидный.

а генотип bb — голубые. Однако благодаря действию генов-модификаторов существует множество вариаций этих двух основных цветов глаз. Гены-модификаторы могут включать фенотипическое действие других генов.

На некоторые фенотипические признаки человека, например на рост, оказывает влияние большое число генов, и поэтому такие признаки широко варьируют у раз-

ных членов популяций. Что касается например роста, то даже если его определяют всего лишь несколько генов, то мы можем ожидать, что одни значения роста будут преобладать в большей степени, чем другие.

2.3. Клеточные основы наследственности

Представление о том, что растения и животные состоят из клеток, развивалось постепенно; впервые вполне определенно это высказал в 1839 г. Шванн (Schwann), установивший связь между клеточным строением и ростом растений и животных. В 1840 г. фон Кёлликер (von Koelliker) установил, что сперматозоиды и яйца представляют собой клетки; вскоре было выяснено, что все живые ткани состоят из клеток.

В 1842 г. фон Негели впервые зарегистрировал тот факт, что деление клетки включает деление ядра и его хромосом; однако более подробное описание процесса деления клеточного ядра еще ждало усовершенствования микроскопической техники. Первую подробную и точную запись о поведении хромосом во время клеточного деления сделал в 1882 г. Флемминг (Flemming), наблюдавший этот процесс в клетке личинки саламандры. К 1885 г. ван Бенеден (van Beneden) обнаружил, что хромосомы не изменяются при последовательных клеточных делениях. Он обнаружил также, что число хромосом постоянно у каждого вида. В 1856 г. Прингшейм (Pringsheim) впервые наблюдал слияние сперматозоида с яйцеклеткой, но только Хертвиг (Hertwig) в 1876 г. понял, что в тех случаях, когда в оплодотворенной яйцеклетке обнаруживаются два ядра, одно из них должно принадлежать сперматозоиду. Таким образом, он предположил, что именно хромосомы несут генетический материал, который передается обоими родителями в момент оплодотворения. Все это создавало ясную картину клеточного деления и оплодотворения, подготавливая почву для быстрого восприятия работ Менделя о наследственности, которые вновь увидели свет в 1900 г.

Соматические клетки большинства животных *диплоидны*, т.е. в каждой клетке содержатся две копии хромосом одного типа. В соматических клетках человека содержится 46 хромосом, или 23 различные пары, а у плодовых мушек дрозофил — восемь хромосом, образующих четыре различные пары. В результате нормального клеточного деления, или митоза, образуются диплоидные клетки. Клетки всех типов, за исключением половых, которые дают начало мужским и женским гаметам — сперматозоиду и яйцеклетке, — образуются посредством митоза. Поскольку сперматозоид и яйцеклетка, сливаясь, образуют одну клетку с двумя наборами хромосом (диплоидную зиготу), каждая гамета несет только один набор хромосом и называется *гаплоидной*. Поэтому при образовании половых клеток диплоидное число хромосом уменьшается до гаплоидного в результате процесса, называемого *мейозом*.

При мейозе происходят два самостоятельных клеточных деления. Во время первого деления уменьшается число хромосом, а второе деление похоже на обычный митоз, за исключением того, что дочерние клетки гаплоидны. Полный мейоз, таким образом, дает в результате деления одной диплоидной клетки четыре гаплоидные. У мужских особей все четыре гаплоидные клетки дифференцируются в сперматозоиды (рис. 2.5). У женских особей во время первого клеточного деления обычно образуются клетки разной величины. Маленькая клетка, которую называют *первым полярным тельцем*, второй раз может и не делиться. Большая клетка снова претерпевает неравное деление в процессе которого образуются *второе полярное тельце* и клетка, дифференцирующаяся в *яйцо* (рис. 2.5). Полярные тельца не сохраняются. Таким образом, во время мейоза у самцов обычно образуются четыре сперматозоида одинакового размера, а у самок — одно большое яйцо и два или три нефункционирующих полярных тельца.

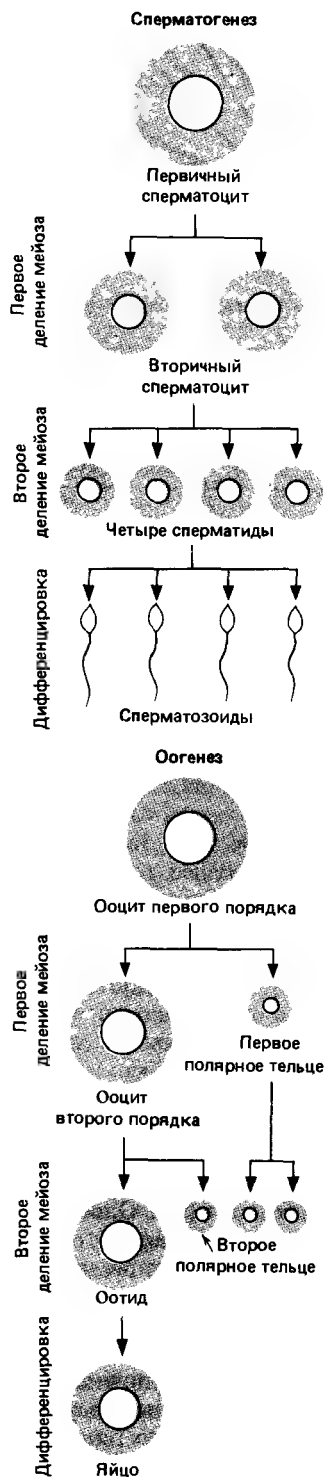


Рис. 2.5. Схема сперматогенеза и оогенеза у животных.

2.4. Генотипическая изменчивость

Американский биолог Морган (Morgan) понял, что обнаруженные де Фризом мутации могут послужить средством для проведения генетических исследований. После предварительных экспериментов на мышах, голубях и крысах он остановился на плодовых мушках *Drosophila* как наиболее подходящем объекте. Плодовая мушка достигает половой зрелости через 12 сут и быстро размножается, поэтому за 12 мес можно получить 30 поколений, обеспечив таким образом обильный источник экспериментального материала. Морган пытался вызывать мутации, подвергая мушек воздействию экстремальных температур, высокой радиоактивности и др. Поначалу опыты его были безуспешными, но в 1910 г. он получил белоглазого самца в отличие от красноглазых у нормальных мух. Он скрестил этот единственный экземпляр с нормальной самкой и в первом поколении получил только красноглазых мух. Однако во втором поколении среди мух были как красноглазые, так и белоглазые особи.

Вскоре Морган обнаружил гораздо большее число мутаций. Он заметил, что белые глаза встречаются только у особей с желтым телом и никогда у особей с серым телом. Точно так же мутация *black* бывает только у особей с зачаточными крыльями, а мутация *ebony* — только у особей с розовыми глазами. Это можно было бы объяснить, связав каждую из перечисленных трех пар признаков с отдельной хромосомой. Поскольку у дрозофилы три пары крупных хромосом, это объяснение представляется вполне приемлемым. Кроме того, в 1914 г. были обнаружены особи с изогнутыми крыльями, особи, лишенные глаз, и особи без щетинок. Все эти признаки оказались сцепленными друг с другом. Морган решил, что контролирует их ген, локализованный в четвертой маленькой хромосоме дрозофилы (рис. 2.6).

Некоторые мутации, как, например, белые глаза, проявлялись только у самцов. Морган обнаружил, что одна хромосома у самцов немного больше соответствующей хромосомы самок и что этот дополнительный материал несет ген, опреде-

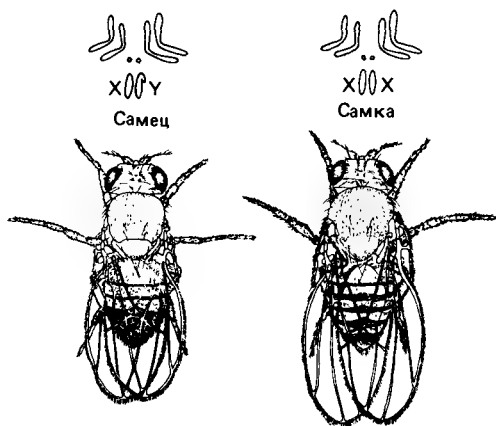


Рис. 2.6. *Drosophila melanogaster* и ее хромосомы.

ляющий пол, и некоторые другие гены, характерные только для самцов. Теперь хромосомная основа наследственности была установлена.

Однажды желтое тело и белые глаза были обнаружены у разных особей. Морган решил, что хромосомы могут разрываться во время мейоза, а затем эти пары соединяются в другом порядке. Позднее он доказал свою правоту; в настоящее время это явление называют *кроссинговером* (рис. 2.7). Явление кроссинговера оказалось особенно полезным при экспериментальном определении того, в каких частях хромосомы обычно локализуются конкретные гены. Таким образом, определяя частоты кроссинговера, можно вычислить относительное расстояние между генами и установить их порядок в хромосоме (рис. 2.7).

Мутации могут затрагивать отдельные гены. Химический состав гена обычно очень постоянен и устойчив к изменениям, которые могут быть вызваны воздействием различных факторов окружающей среды, таких, как температура или содержание ядовитых веществ. Однако ученик Моргана Мюллер обнаружил, что скорость мутаций можно значительно повысить воздействием сильной радиоактивности, которая обычно не наблюдается в естественной обстановке.

Генные мутации случайны в том смысле, что обычно мы не можем узнать,

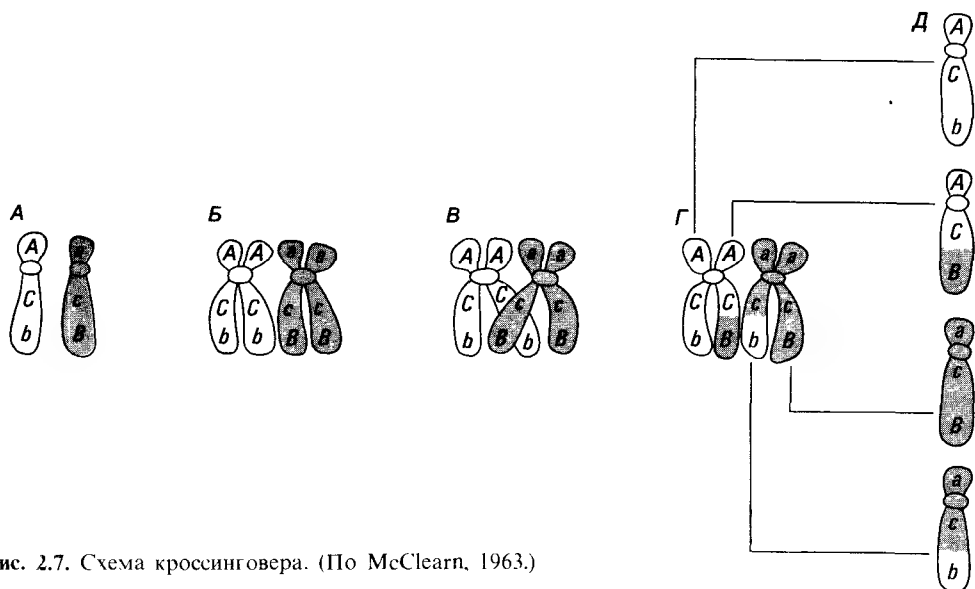


Рис. 2.7. Схема кроссинговера. (По McClearn, 1963.)

какой ген и у какой особи будет мутировать. Чаще всего мутации вредны и обычно летальны в гомозиготном состоянии. Например, у домашних кур известна мутантная форма, называемая *creeper*, у которой очень короткие скрюченные ноги. При скрещивании двух таких особей у их потомков отношение нормальных и мутантных особей оказывается равным 1:2. Это не прямое менделевское соотношение — четверть оплодотворенных яиц гомозиготны по гену *creeper* и не развиваются, поскольку это летальное сочетание. Таким образом, истинное соотношение нормальных, мутантных и летальных — 1:2:1, т.е. классическое менделевское соотношение.

Теперь нам известны три источника генотипической изменчивости, которые Дарвин считал столь важными для своей теории эволюции путем естественного отбора: 1) рекомбинация; 2) хромосомные мутации; 3) генные мутации.

2.5. Генетический материал

Мендель не пользовался термином *ген*. Он писал о видимых (фенотипических) признаках живых организмов и постулировал существование элементов, или факторов, наследственности, которые ведут себя как дискретные единицы, или корпус-

кулы. Когда в 1900 г. работы Менделя привлекли внимание научного мира, ученые уже предполагали, что наследственный материал содержится в хромосомах. Интенсивные исследования подтвердили всеобщность закона Менделя, хотя, как отмечалось ранее, были выявлены и исключения. В 1905 г. Бэтсон дал этой области исследований название «генетика», а термином «ген» датский ботаник Йоганнсен (Johannsen) в 1909 г. назвал менделевские элементы наследственности. Йоганнсен установил также и важное различие между генотипом и фенотипом.

Морган называл генами самые маленькие единицы рекомбинации, расположенные на хромосоме, как бусы на нитке. Сцепленные гены могут рекомбинировать путем кроссинговера. Ген рассматривают также и как функциональную единицу, и как единицу мутации. Таким образом, генная мутация представляет собой мельчайшее изменение генотипа, благодаря которому меняется фенотип. В начале нашего столетия концепция гена была единой. Однако успехами в понимании химической природы гена это единство было нарушено. В работах Эвери (Avery, 1944), Уотсона и Крика (Watson, Crick, 1953) было показано, что генетический код записан на молекулах ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты).

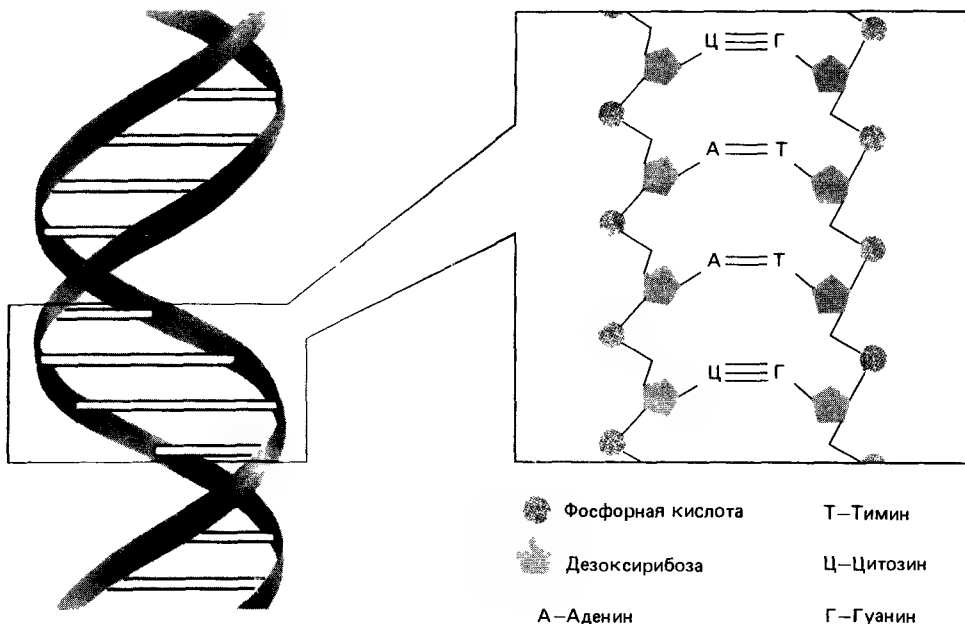


Рис. 2.8. Схематическое изображение двойной спирали ДНК. Каждая цепь образована чередующимися остатками молекул сахара (дезоксирибозы) и фосфатной группы. Эти две цепи соединяются слабыми связями между нуклеотидными основаниями: аденином (А), тиминном (Т), цитозином (Ц) и гуанином (Г).

Молекула ДНК состоит из двух цепей (рис. 2.8), каждая из которых в свою очередь состоит из отдельных *нуклеотидов*. Эти нуклеотиды являются элементами генетического кода. ДНК выполняет две функции. Она воспроизводит себя, обеспечивая наследственную связь между поколениями, и предоставляет информацию, необходимую для создания тысяч различных *белков*. Точно так же как ДНК образована из последовательности нуклеотидов, белок образован из небольших молекул *аминокислот*. Каждая возможная комбинация трех нуклеотидов (*кодон*) из четырех нуклеотидных типов определяет один из 20 типов аминокислот (существуют также кодоны, которые детерминируют обрыв синтеза белковой цепи или несут другую информацию). Сама цепь ДНК не покидает ядра, поэтому сначала она транскрибируется в *матричную*, или *информационную*, РНК (рибонуклеиновую кислоту), которая перемещается из ядра в цитоплазму клетки, где находится запас аминокислот, из которых синтезируются функциональные белки. Ген в данном слу-

чае просто участок ДНК, который включает всю последовательность нуклеотидов (или РНК), кодирующих один белок. В хромосомах любого сложно организованного животного помимо десятков тысяч генов имеются также и длинные участки ДНК, которые не кодируют синтез каких-либо известных генных продуктов.

Генные мутации могут вызывать различные типы нарушения в молекуле ДНК. В частности, могут происходить утраты (делеции) или замены нуклеотидов. Если такие изменения происходят в начале гена, то наблюдается неправильное считывание триплетов вдоль всей цепи в результате чего образуется совершенно другой нефункциональный белок. Если вставка или утрата участка произошла в конце гена, то начало белковой цепи строится правильно, а конец ее изменен тем или иным образом. Если изменения не коснулись активных участков молекулы, то некоторые ее функции могут сохраниться. Другой тип мутаций - замена оснований, т.е. замена одного нуклеотида другим, в

результате чего образуется новый триплет, кодирующий другой белок, или триплет, который разорвет активные части цепи. Мутации возможны и в генах-регуляторах, контролирующих активность других генов.

Хромосомные мутации включают рекомбинацию генов, так что они располагаются на хромосоме в другом порядке или попадают в другие хромосомы. Этот тип мутаций не изменяет конкретного гена, но может влиять на способ образования белков, поскольку порядок расположения генов в хромосоме – важный аспект экспрессии генов.

Частота мутаций в отдельно взятом

гене довольно низка. Однако число генов у особи очень велико, а число генов в генофонде популяции поистине грандиозно. Поэтому в целом по популяции мутации происходят часто, однако у какой особи возникнет мутация – определяется чистой случайностью. В подавляющем большинстве мутации вредны и вызывают гибель особи на ранних стадиях развития. Лишь некоторые мутации позволяют потомству выжить. Такие мутации увеличивают генотипическую изменчивость, являющуюся объектом действия естественного отбора, но они не определяют направление эволюции.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Действие естественного отбора зависит от наличия генотипической изменчивости в популяции. Те особи, которые лучше всего приспособлены к окружающей среде, имеют возможность оставить более многочисленное потомство. Изменчивость возникает в процессе мейоза, а также в результате хромосомных и генных мутаций.
2. В процессе мейоза происходит перераспределение генетического материала в соответствии с законами Менделя. Это может привести к появлению новых генных комбинаций в ряду поколений.
3. Хромосомные мутации также происходят во время мейоза, но они происходят не систематически. Это ошибки мейоза, которые случайны и дают новые генетические комбинации.
4. Генные мутации – это изменения в химической структуре гена. Они происходят редко и в основном вредны для особи. Однако в результате некоторых мутаций появляются полезные новшества, обеспечивающие особи эволюционные преимущества.

Рекомендуемая литература

Ayala F. J., Kiger J. A. (1984). Modern Genetics, 2nd edition, Benjamin/Cummings, Menlo Park, California.

Типы поведения животных складываются в результате сложного взаимодействия внешних стимулов и состояния внутренней среды организма. Однако любой тип поведения определяется тем, каким образом животное обрабатывает поступающую к нему информацию. Внутренние системы обработки информации формируются в процессе развития от оплодотворенного яйца к зародышу и взрослому животному; этот процесс называется *онтогенезом*. Изучая онтогенез, мы можем выявить способы взаимодействия генетической информации и информации, полученной из окружающей среды (или путем обучения), что в конечном счете формирует соответствующий тип поведения животных.

3.1. Онтогенез

Почти все живые организмы построены из одних и тех же веществ, причем различия между видами определяются различиями в способах объединения этих основных веществ. Механизмы, контролирующие такое объединение, изучены слабо, однако известно, что гены контролируют развитие, детерминируя синтез белков, которые регулируют сложную организацию процессов онтогенеза.

Однако эти регуляторные белки эффективны лишь настолько, насколько развивающийся организм чувствителен к информации, которую они несут. Действие регуляторной молекулы основано не на создании некой системы, соответствующей какому-то определенному плану, напротив, эта молекула вызывает специфическую реакцию в клетках, на поверхности которых находятся рецепторы для ре-

гуляторных молекул. Таким образом, ответ развивающегося зародыша на продукт регуляторного гена зависит от внутренней организации зародыша ко времени образования этого регулятора. Кроме того, этот регулятор функционирует только при определенных условиях внутренней среды организма. В качестве примера рассмотрим сначала некоторые аспекты эмбриогенеза у видов с относительно простым поведенческим репертуаром.

Aplysia лишенная раковины морская улитка, масса которой может достигать 4,5 кг. Как типичная улитка, *Aplysia* — настоящий гермафродит. Оплодотворение у нее внутреннее, и обычно образуются цепи, включающие до 10 и более копулирующих животных, причем каждая улитка оплодотворяет соседнюю, в то время как сама оплодотворяется другой. После оплодотворения *Aplysia* откладывает более миллиона яиц, соединенных в длинный шнур. Сначала шнур выталкивается из репродуктивного мешка сокращением мышц последнего. Когда шнур достигает достаточной длины, улитка захватывает его конец в складку верхней губы и, двигая головой взад и вперед, помогает вывобождению яиц из репродуктивного мешка (рис. 3.1). Специальная железа секретит клейкое вещество, с помощью которого шнур склеивается, образуя более компактную массу в виде беспорядочного мотка. Наконец, улитка крепко прижимает головой эту массу яиц к твердому субстрату (рис. 3.1), где они и остаются до вылупления. Вся эта серия последовательных действий при откладке яиц — жестко зафиксированный поведенческий стереотип. Во время этого процесса у животного увеличивается частота сокращений

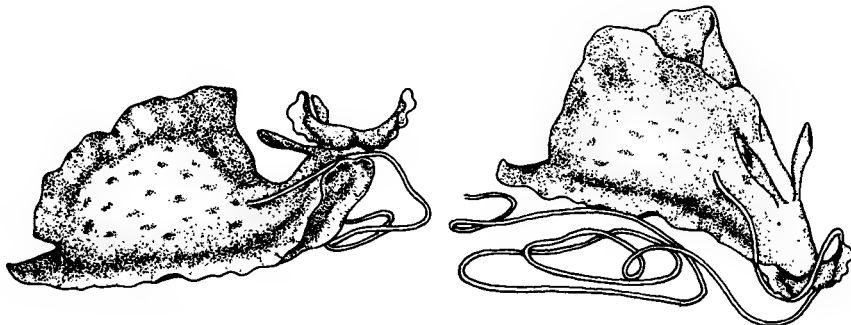


Рис. 3.1. Поведение *Aplysia*, откладывающей яйца. Лента яиц в защитной оболочке выталкивается из полового протока, выходное отверстие которого расположено на боку тела. Животное захватывает этот шнур в складку верхней губы (слева) и прикрепляет его к субстрату (справа). (По Scheller, Axel, 1981.)

сердца и частота дыхательных движений, оно полностью прекращает питаться и передвигаться.

Шеллер и Аксель (Scheller, Axel, 1981) обнаружили, что эта последовательность действий контролируется генами на разных уровнях, как во время эмбриогенеза, так и в процессе ее осуществления. Клетки, которые дают начало всей нервной системе аплии, являются потомками нескольких клеток, располагающихся в стенке тела зародыша. На ранних стадиях развития эти преднервные клетки синтезируют специфический белок, названный *гормоном откладывания яиц* (ELN egg-laying hormone). Полагают, что все эти преднервные клетки являются потомками единственной клетки зародыша, в которой реализуется способность соответствующего гена кодировать синтез ELN. Во всех других клетках зародыша также имеется этот ген, но в них он не функционирует. Клетки, синтезирующие ELN, продолжают делиться и перемещаются к своему окончательному местоположению в развивающемся организме, где дифференцируются в нервные клетки взрослой особи. Поэтому у взрослой улитки некоторые нервные клетки наследуют способность синтезировать ELN, а другие - нет.

Ко времени полового созревания все эти системы улитки занимают соответствующее им местоположение. В надлежащее время начинают вырабатываться другие гормоны, которые и приводят клетки, синтезирующие ELN, в состояние полной

работоспособности. Выделяющийся ELN заставляет возбуждаться соседние нейроны (т. е. в данном случае гормон действует как нейромедиатор). Этот гормон циркулирует и в крови, заставляя сокращаться специфические мышечные волокна и действуя, таким образом, как гормон; в результате приводится в действие сложный комплекс координированного поведения откладки яиц. На примере таких фиксированных действий отчетливо видна вся важность координации процессов эмбриогенеза, активности генов, действия нейромедиаторов, нервов и мышц, приводящей к реализации поведения, столь существенного для размножения улитки.

У аплии гены непосредственно контролируют развитие стереотипных форм поведения. И если гены на каком-то уровне (например, в эмбриогенезе, когда происходит закладка общего плана строения) контролируют становление поведения в целом, то различные средовые факторы могут в разной степени модифицировать те или иные формы поведения, появившиеся в эмбриогенезе. Фенотипический эффект одних и тех же генов может быть различен в зависимости от того, в каких условиях развивается животное. Например, у ракообразного *Gammarus* глаза обычно красного цвета. Форд и Хаксли (Ford, Huxley, 1927) обнаружили у *Gammarus* мутацию, которая влияет на скорость образования глазного пигмента во время определенной стадии онтогенеза. Если на этой стадии развития температу-

ру окружающей среды повысить до некоторого уровня, то глаза остаются красными, при более высоких температурах они становятся шоколадно-коричневыми, а при промежуточных температурах промежуточного цвета. Учитывая огромную сложность биохимических процессов, принимающих участие в экспрессии генов, в процессах роста и дифференцировки клеток (Ham, Veomett, 1980), не приходится удивляться, что среда, в которой протекают данные процессы, влияет на развитие этих клеток. Присущие животным стабилизирующие, или регуляторные механизмы в какой-то степени исправляют отклонения и контролируют скорость и направление процессов развития. Иногда одна и та же структура или один и тот же тип поведения развиваются разными путями — явление, известное под названием *эквивифинальность*. Тем не менее отклонения от обычного пути развития неизбежны. В некоторых случаях эти отклонения могут быть летальными, в других же они приводят к возникновению различий между особями, несущими один и тот же генотип.

Некоторые ранние этологи считали, что гены непосредственно детерминируют поведение. Так, Лоренц (Lorenz, 1965) полагал, что генетическое детерминирование аналогично архитектурному проекту здания. Генетический проект представляет собой некий план создания взрослого животного. Признавая, что для строительства здания нужны кирпичи, раствор и рабочая сила, Лоренц определил четкие различия между условиями, необходимыми для воплощения проекта в здание, и информацией, которая содержится в проекте и от которой зависят характеристики готового сооружения. Исследователи, критиковавшие эту точку зрения (например, Lehrman, 1970), считали, что если архитектурный проект изоморфен строению, которое он представляет, то этого нельзя сказать в случае генетического проекта. Ведь между измерениями, указанными на архитектурном проекте, и измерениями построенного здания существует однозначное соответствие, какого не может быть в онтогенезе. Даже если верно то, что в каждом гене закодирован

определенный ключевой фермент, все же это сильно отличается от проекта. Представление о том, что информацию, получаемую в процессе развития от генов, можно отделить от информации, получаемой из окружающей среды, было критически воспринято Хейббом (Hebb, 1953), который считал, что спрашивать, насколько данный тип поведения зависит от генетических, а насколько от средовых факторов, — это все равно, что спрашивать, насколько площадь поля зависит от его длины, а насколько от ширины.

Большой интерес исследователей к изучению онтогенеза поведения объяснялся их желанием продемонстрировать разнообразие путей, по которым развиваются различные типы поведения. Оказалось, что существует целый спектр процессов, различающихся по влиянию на них факторов окружающей среды, от относительно независимых до полностью зависимых.

Генетический детерминизм ранних этологов привел к признанию того, что влияние генов и влияние окружающей среды сложным образом связано друг с другом, однако связь эта не такая, как полагал Лоренц (Lorenz, 1965), — связь проекта и построенного на его основе здания; скорее она носит эпигенетический характер, т.е. каждая стадия развития создает основу для следующей стадии, а не предопределяет ее. По мнению Брауна (Brown, 1975), процессы эпигенеза суммарно можно представить следующим образом. Начиная с оплодотворенного яйца, или зиготы (P_1), фенотип организма во время следующей стадии развития (P_2) будет определяться генами, которые детерминируют его рост и дифференцировку в данный период (G_1), и условиями среды (E_1), в которой протекает развитие; т.е. зигота плюс гены плюс окружающая среда будут определять фенотип на следующей стадии:

$$P_1 + G_1 + E_1 \rightarrow P_2.$$

Фенотип (P_3) на следующей стадии развития будет определяться взаимодействием фенотипа P_2 , генов G_2 и условий окружающей среды (E_2); это приведет к развитию фенотипа P_3 :

$$P_2 + G_2 + E_2 \rightarrow P_3.$$

Эта запись показывает, что все три элемента – ген, окружающая среда и исходный фенотип – играют определенную роль в нормальном развитии. Развитие может достичь следующей стадии только в том случае, если развивающееся животное обладает соответствующим фенотипом, если у него синтезируются правильные генные продукты и если условия среды не выходят за рамки определенных границ.

На ранних стадиях развития ($P_1 + G_1 + E_1 \rightarrow P_2$) средовой компонент E_1 представляет собой в основном биохимическое окружение, в котором находится ранний зародыш. На более поздней стадии развития ($P_2 + G_2 + E_2 \rightarrow P_3$) средовой компонент E_2 может быть представлен веществами яйца. После вылупления из яйца или рождения окружающая среда животного включает информацию, получаемую его органами чувств, а также биохимические вещества, получаемые в процессе питания и другими способами. В этой ситуации может иметь место научение, которое постоянно влияет на поведенческий фенотип (P_3) животного.

Связь между врожденным и приобретенным поведением удобно изучать, сравнивая птенцов *выводковых* (у которых вылупление происходит на поздних стадиях развития) и *птенцовых* (у которых вылупление имеет место на ранних стадиях) видов птиц. Если сравнивать птенцов этих птиц на одной и той же стадии развития, например на стадии, когда появляются первые перья, то оказывается, что птенец выводковой птицы находится в это время еще в яйце, тогда как птенец птенцовой птицы уже вылупился. Ко времени вылупления выводковой птицы молодая птенцовая имела возможность уже многому научиться, тогда как выводковый птенец учиться еще и не начинал. И что особенно интересно мы обнаружили, что выводковая птица может обладать такими врожденными навыками которые птенцовой птице приходится осваивать. Например, белоголовая воробьиная овсянка, относящаяся к птенцовым птицам, заучивает видоспецифическую песню с первых дней своей жизни в гнезде. Напротив, птицы, относящиеся к выводковым, проходят ранние стадии развития в яйце и

при вылуплении уже обладают способностью к нормальной вокализации, хотя раньше никогда не слышали звуки, издаваемые родителями.

Мы склонны думать, что происходящие внутри яйца события представляют собой лишь физические процессы созревания; иными словами, мы считаем, что факторы, влияющие на этот процесс, предопределены. Однако мы не должны забывать, что нормальная среда белоголовой воробьиной овсянки также предопределена в том смысле, что в критический для научения песне период птенцы в гнезде обычно слышат песню своего вида.

На последующих стадиях развития $P_3 + G_3 + E_3 \rightarrow P_4$. К этой стадии влияние приобретенного опыта будет заметно как у птенцовых, так и у выводковых птиц. Поведение, которое несомненно складывается под влиянием опыта, нельзя назвать «врожденным». Однако здесь есть небольшое принципиальное отличие от ситуации, складывающейся на ранних стадиях развития. Степень предопределенности средовых факторов зависит в основном от изменчивости окружающей среды. Внутри яйца среда обычно изменяется незначительно, поэтому мы склонны считать поведение только что вылупившегося птенца врожденным. Однако вне яйца среда также может изменяться очень незначительно, и это зависит от экологических условий, типичных для вида. Таким образом, постнатальное поведение птенцовых птиц может быть точно так же предопределено, как и постнатальное поведение выводковых. Если с эволюционной точки зрения важно, чтобы развитие давало какой-то конкретный конечный результат, как это отчетливо видно в случае с песней у воробьиных птиц, то мы можем ожидать, что влияние окружающей среды будет таким, чтобы обеспечить этот результат.

3.2. Влияние окружающей среды на поведение

Некоторые формы поведения проявляются только на определенных стадиях развития. Иногда такое поведение развивается, по-видимому, без какой бы то ни

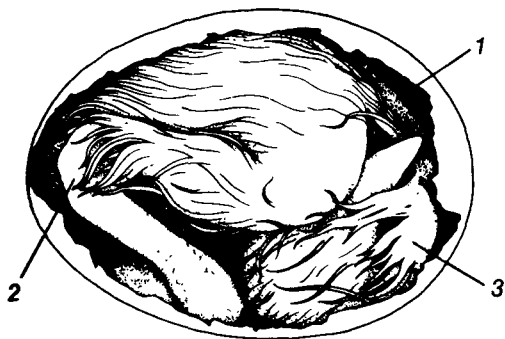


Рис. 4.7. Самка полевого сверчка на Y-образном лабиринте. Ее движения по лабиринту показывают, призывному сигналу какого самца она оказывает предпочтение. (По Ноу, 1974.)

было заметной тренировки. Например, голуби в определенном возрасте начинают махать крыльями и неуверенно летать, но с практикой их летательные способности улучшаются. Однако Громан (Grohmann, 1939) в ставшем теперь классическим эксперименте выращивал группу голубей в трубах, в которых они не могли двигать крыльями. Другая группа такого же возраста развивалась без ограничений. Когда эти развивавшиеся на свободе голуби достигли стадии, на которой они могли удовлетворительно летать, были освобождены голуби из труб. Оказалось, что они также способны летать сразу же после освобождения. У мутантных цыплят, лишенных оперения, развиваются нормальные вестибулярные рефлексы, проявляющиеся в движениях крыльев, хотя эти рефлексы совершенно бесполезны (Provine, 1981). На первый взгляд кажется очевидным, что поведение не зависит от средовых факторов, но не следует считать, что способность к полету развивается независимо от онтогенетических возможностей. Вероятнее все же, способность к полету зависит от некоторых существенных условий, хотя наши знания о них фрагментарны (Ham, Veomett, 1980). Сходный пример — вокализация у голубей и домашних кур, которая весьма стереотипна и проявляется на определенных стадиях развития. Она зависит не от слухового опыта, а от определенного гормональ-

ного состояния, являющегося частью общего созревания.

Многие типы движений развиваются при очевидном отсутствии тренировок или примера (Hinde, 1970). Однако результаты изучения некоторых форм поведения в эмбриогенезе позволили предположить, что в них фрагментарно и неполно включены движения, которые, возможно, влияют на процесс развития (например, Kuo, 1932, 1967; Kruijt, 1964; Anthony, 1968). В качестве примера мы рассмотрим работу Куо (Kuo, 1932) по развитию поведения у куриных зародышей. Куо делал окна в скорлупе яйца и непосредственно наблюдал за поведением зародыша (рис. 3.2). Он обнаружил, что зародыш постоянно подвергается воздействию различных сигналов, возникающих как внутри яйца в результате его собственной активности, так и поступающих снаружи. Можно было наблюдать различные движения, в том числе начальные пассивные движения головы, вызванные сокращениями сердца. Активные движения головы развиваются в течение нескольких дней и сопровождаются открыванием и закрыванием клюва. К семнадцатому дню наблюдаются движения, похожие на клевание. Некоторые исследователи полагают, что таким образом цыпленок учится клевать (например, Lehrman, 1953; Schneirla, 1965). Другие (например, Thorpe, 1963; Lorenz, 1965) поднимают эту идею на смех. Независимо от того, имеет место научение или нет, не приходится сомневаться в том, что развивающийся зародыш отвечает на различные сигналы, поступающие как изнутри яйца, так и из внешней среды, и что эти сигналы влияют на эмбриональное развитие. Так, Маргарет Винс (Margaret Vince, 1969) показала, что сигналы, исходящие от зародыша, могут влиять на развитие других яиц в гнезде, синхронизируя вылупление. Готтлиб (Gottlieb, 1971) обнаружил, что утиные зародыши начинают реагировать на сигналы матери за пять дней до вылупления и что такой опыт может влиять на последующее поведение утят. Однако другие исследователи (например, Hamburger, 1963) получили данные, свидетельствующие о том, что движения у куриных за-

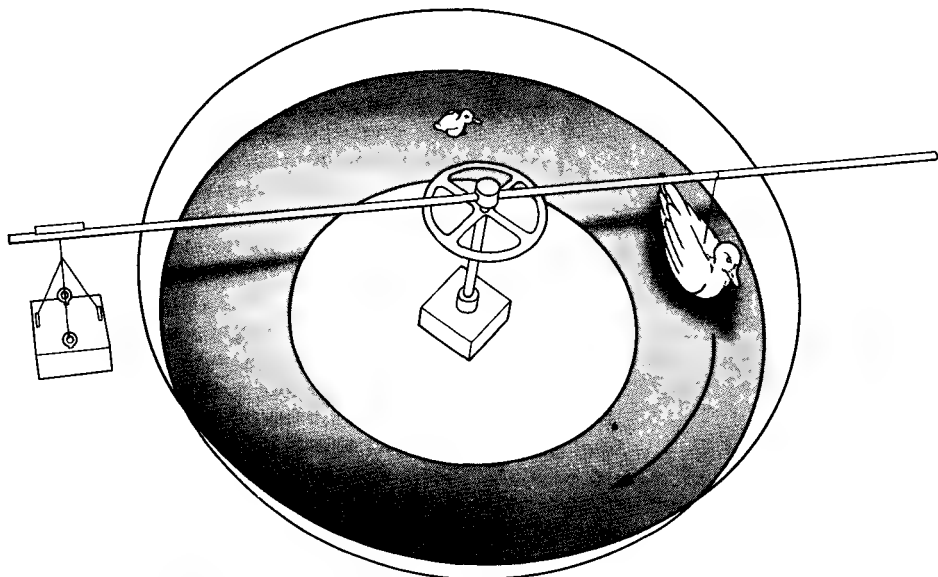


Рис. 3.3. Утенок, следующий за своей «матерью» в аппарате, сконструированном для изучения различных аспектов запечатления. (По Gottlieb, 1971.)

родышей развиваются при отсутствии сенсорной стимуляции и что на типы движений, которые проявляются позднее в онтогенезе, не обязательно оказывают влияние движения раннего зародыша (см. Gottlieb, 1970).

Читатели, должно быть, помнят, что потомство разных видов развивается разными путями. Если утята и козлята способны бегать сразу же после появления на свет, то птенцы черного дрозда и котята в этом возрасте беспомощны. Нас не удивляет утверждение о том, что на постнатальное развитие последних влияет опыт. Так должны ли мы удивляться тому, что животное, находящееся в яйце или в утробе матери и проходящее такие же стадии общего развития, подвергается воздействию определенных сигналов. По-видимому, нет принципиальной разницы между защитными приспособлениями, окружающими утенка в яйце, и защитой молодых черных дроздов в гнезде. Точно так же, по-видимому, невелики принципиальные различия между влиянием среды в том и в другом случае. Для нормального развития потомства каждого вида важны определенные типы жизненного опыта. Например, взрослая кошка не будет обладать нормальным зрением, если в течение пер-

вых месяцев жизни у нее возникают какие-либо нарушения в координации зрения двумя глазами, например, при искусственном косоглазии или при выключении каждого глаза поочередно (через день), так чтобы оба глаза не функционировали вместе (Hubel, Wiesel, 1965). Опыт, который необходим для нормального развития животного, различен у разных видов.

3.3. Чувствительные периоды в развитии

Некоторые животные, по-видимому, запрограммированы на восприятие определенных аспектов среды в конкретные периоды своего развития, например освоение языка у человека. По сравнению с другими типами научения овладение языком «запрограммировано» в том смысле, что оно происходит без каких-либо очевидных поощрений или наказаний. И еще пример. У птенцов многих выводковых видов птиц наблюдается совершенно неразборчивая привязанность к движущимся объектам: только что вылупившиеся утята криквы, отсаженные от матери, будут следовать за грубой моделью утки, человеком или даже просто ящиком, медленно движущимися от них

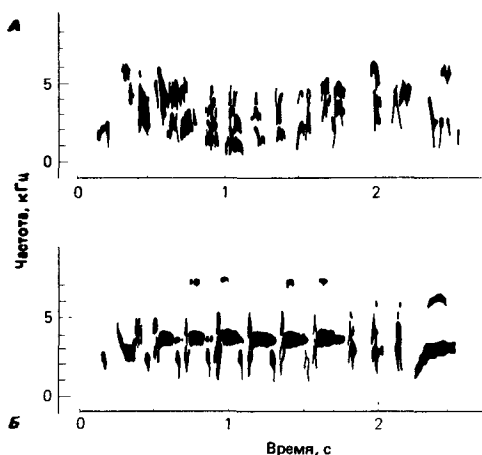


Рис. 3.4. Становление песни у канарейки (*Serinus canaria*). А. Предпесня: на сонограмме видны нечеткая фразировка и отсутствие чистоты тона. Б. Полная песня, напротив, разделена на регулярные фразы и ноты, которые относительно чисты и свободны от гармоник. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

(рис. 3.3). Для проявления этой реакции следования некоторые раздражители оказываются более эффективны, нежели другие (см. разд. 20.3). В естественной обстановке наиболее эффективным раздражителем является мать, и приближение к матери часто вознаграждается телесным контактом и теплом или пищей, которую мать находит. В лаборатории привязанность к модели может быть усилена пищевым подкреплением.

Чем сильнее у животного развивается привязанность к одному объекту, тем меньше оно интересуется другими. Этот процесс научения, посредством которого обычно развивается привязанность к матери, называется *импринтинг*. Он имеет место в течение определенного чувствительного периода развития, продолжительность которого меняется в зависимости от вида и условий среды. Импринтинг может иметь долговременное влияние не только на привязанность к истинным или приемным родителям. У многих млекопитающих такой ранний опыт играет определенную роль в последующих социальных отношениях. Показано, что у ряда видов птиц импринтинг влияет на последующее социальное поведение (см. разд. 20.5). Короче говоря, импринтинг — это процесс научения, который имеет место на конкретных стадиях развития и который влияет на последующее поведение по отношению к родителям, собратьям или половым партнерам. Если объект привязанности представляет собой кар-

тонный ящик, то у утенка устанавливаются к этому ящику такие же отношения, как к родителю. Если самцы зебровой амадины (*Taeniopygia guttata*) выращиваются бронзовой амадиной (*Lonchura striata*), то, став взрослыми, они начинают ухаживать за самками бронзовой амадины.

Хотя на этот тип научения, возможно, оказывает влияние поощрение, оно не зависит от поощрения или от каких-либо конкретных следствий поведения. Это научение запрограммировано как часть нормального процесса развития и при любых обстоятельствах свойственно определенному времени.

Сходные механизмы функционируют при научении песне у некоторых воробьиных птиц. Первая попытка воспроизвести песню, называемую *предпесней*, обычно предпринимается молодыми птицами в первую весну или первую осень через несколько месяцев после вылупления. Предпесня напоминает взрослую песню по длине, высоте и тембру, но в ней отсутствуют некоторые элементы и украшения, типичные для взрослой песни; кроме того, предпесня обычно более изменчива и не столь точна (рис. 3.4). Если белоголовых воробьиных овсянок (*Zonotrichia leucophrys*) выращивать в изоляции, то у них развивается предпесня, но становления нормальной взрослой песни не происходит. У самцов белоголовой воробьиной овсянки, имеющих возможность слышать нормальную песню взрослого самца в возрасте от 10 до 90 сут, впоследствии

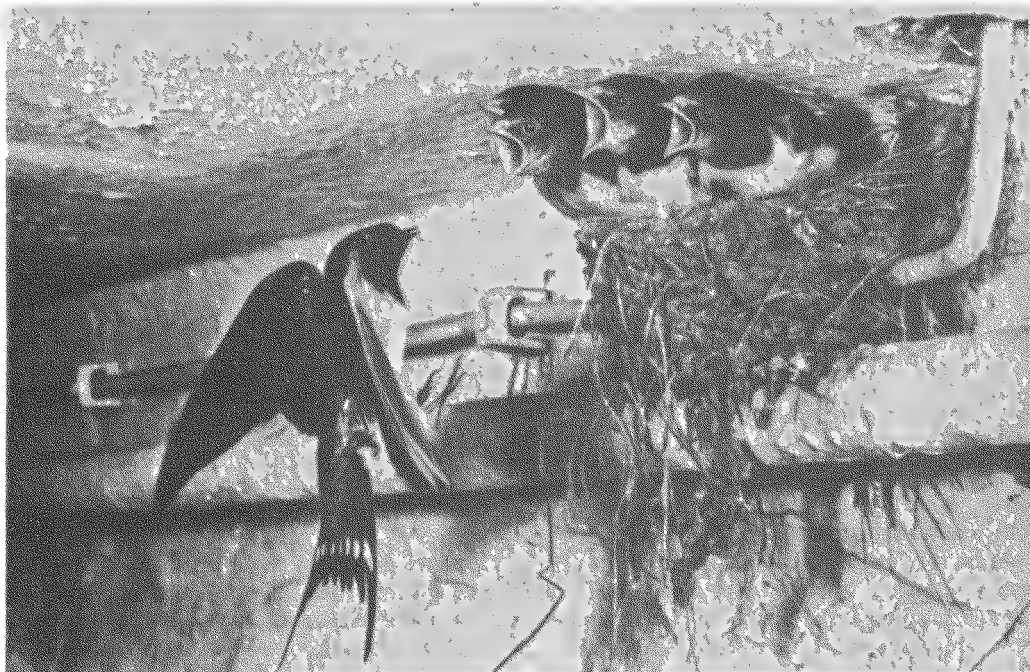


Рис. 3.5. Пример специализированного ювенильного поведения. Иллюстрация (Фотография Hans Reinhard; с разрешения Bruce Coleman, Ltd.)

(т.е. в возрасте около 8 мес) развивается нормальная взрослая песня. Однако если они слышат эту песню только до 8-дневного возраста, то не могут впоследствии воспроизвести ее. Точно так же если самцы белоголовой воробьиной овсянки слышали эту песню после 100-дневного возраста, то освоить ее они уже не могут. Следовательно, существует критический период между возрастом 10 и 90 сут, когда молодым самцам белоголовой воробьиной овсянки необходимо слышать песню взрослого самца, для того чтобы они в конце концов научились петь эту песню (Marler, Mundinger, 1971). Такой же критический период характерен и для других видов.

Если белоголовых воробьиных овсянок с помощью хирургических методов лишить слуха до того, как они услышат нормальную песню во время критического периода, нормальная песня у них не развивается. Если же их изолировать после прослушивания нормальной песни в критическом периоде, то тогда нормальная песня у них все же развивается. Таким

образом, птицы, услышав эту песню во время критического периода, запоминают ее, хотя и не поют до 8-месячного возраста. Однако если их лишают слуха после прослушивания нормальной песни в критическом периоде, но до того, как они запоют, нормальная взрослая песня все равно не развивается (Konishi, 1965). Возможно, они слушают свое пение и используют слуховую память, чтобы развивать песню, соответствующую той, которую они слышали во время критического периода. Если белоголовых воробьиных овсянок лишить слуха после того, как песня отрепетирована и приобрела законченный вид, на песню это не повлияет. Следовательно, во время отработки и совершенствования песни она кодируется в другом виде памяти, возможно, как серия инструкций к пению.

3.4. Поведение молодых животных

Животное развивается на протяжении всей своей жизни и должно быть хорошо адаптировано к окружающей его среде

всю жизнь. Таким образом, развитие определенных форм поведения – это не просто задача конструирования моделей взрослого поведения. У молодых животных часто наблюдается поведение, которое никогда более не проявится в их последующей жизни (рис. 3.5). Это поведение, как правило, предназначено для удовлетворения потребностей молодого животного. Например, состояние тревоги у птенцов серебристой чайки проявляется совершенно иначе, чем у взрослых животных. Испуганные птенцы отбегают недалеко от гнезда и затаиваются, молчащие и неподвижные, среди растительности. Взрослые же особи улетают прочь от гнезда, издавая крики тревоги. Птенцов, которые мечутся в испуге, легко могут схватить вороны или другие чайки. Оставаясь неподвижными, они усиливают возможности защитной окраски и уменьшают риск, что их заметит и съест хищник.

Степень сходства поведения молодых и взрослых животных различна у разных видов. У некоторых, например гну (*Connochaetes*), детеныши начинают следовать за стадом уже через несколько минут после рождения; в этом случае образ жизни молодых очень похож на образ жизни их родителей. У других, например бабочек и лягушек, проходящих в своем развитии личиночные стадии, образ жизни молодых особей отличается от образа жизни взрослых.

Жизненный цикл животного служит материалом для естественного отбора, поэтому для каждого вида характерна своя жизненная стратегия. И если влияние одних генов на поведение проявляется с самого начала развития, то действие других осуществляется с большой задержкой. Полагают, что такая поздняя экспрессия некоторых генов ответственна за процесс старения (Dawkins, 1976).

3.5. Врожденное поведение

Вопрос о том, какое поведение следует считать врожденным, долго был предме-

том споров. Термин «врожденный» имеет множество значений, которые необходимо различать. Ранние этологи считали, что врожденное поведение предопределено наследственностью, является неотъемлемой частью природы животного и потому не зависит от индивидуального опыта. Так, Лоренц (Lorenz, 1939) считает, что поведенческие признаки наследственны, закреплены индивидуально и, следовательно, их можно анализировать с эволюционных позиций. Точно так же Тинберген (1942) говорит об инстинктивных действиях как о чрезвычайно стереотипно скоординированных движениях, нейромоторный аппарат которых полностью включается в наследственную конституцию животного.

Эти взгляды обоснованно критиковали Лерман (Lehrman, 1953) и другие исследователи, считавшие их слишком косными, включающими наивную идею генетического детерминизма и семантически запутанными. Строгое разграничение врожденного и приобретенного поведения не может удовлетворить этолога, поскольку на многие аспекты поведения влияют и генетические факторы, и индивидуальный опыт.

Представление о том, что гены определяют поведение, наивно, так как в генах не может содержаться подробной информации для конкретных видов поведения. Гены могут влиять на процессы развития разными путями, но на эти же процессы влияют средовые факторы. Как мы уже видели, гены не могут предопределять течение онтогенеза независимо от окружающей среды, в которой происходит развитие. Для исследователей, изучающих поведение, удобно использовать термин *врожденное поведение* как сокращение для обозначения «поведения, которое развивается без очевидного влияния окружающей среды». В таком же смысле мы и будем употреблять его в этой книге.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Развитие особи от зародыша до взрослого организма включает множество взаимодействий между генетическим аппаратом животного и его окружающей средой. Это взаимодействие предполагает, что каждая стадия развития служит основой для последующей. Этот процесс называется эпигенезом.
2. Влияние окружающей среды на развитие наиболее важно сразу же после рождения или вылупления, однако оно существенно и на других стадиях процесса развития. Условия, в которых родители выращивают детенышей, обычно предназначены для защиты детенышей от неблагоприятного влияния окружающей среды.
3. Для многих видов характерны периоды в развитии, когда особь чувствительна к определенным типам влияния извне. То, чему животное научается во время этого чувствительного периода, обычно сохраняется на протяжении всей его дальнейшей жизни.
4. Молодым животным часто свойственно поведение, которое позволяет им соответствующим образом реагировать на различные раздражители, поступающие из окружающей среды, такие, как появление хищника или родителей с пищей. Это типичное ювенильное поведение утрачивается во взрослом состоянии.
5. Для поведения, которое имеет место без очевидного влияния окружающей среды, удобно использовать термин «врожденный», не забывая при этом, что факторы окружающей среды в какой-то степени влияют на все поведение в целом.

Рекомендуемая литература

Bateson P. P. G., Klopfer H. (eds.) (1982). Perspectives in Ethology, v. 5, Ontogeny, Plenum, New York.

Чарлз Дарвин, несомненно, интересовался, существует ли связь между наследственными факторами и поведением, однако пионером в этой области науки был другой внук Эразма Дарвина – **Фрэнсис Гальтон**. «Происхождение видов» побудило Гальтона посвятить остаток своей жизни изучению наследования психических особенностей. В 1869 г. Гальтон опубликовал книгу «Наследственная гениальность: исследование ее законов и значения». Он считал, что люди выдающихся умственных способностей чаще обнаруживаются среди родственников таких же выдающихся людей, чем среди населения вообще. Не имея какого-либо удовлетворительного метода, позволяющего оценивать умственные способности, Гальтон полагался на показатель репутации, «репутации лидера общественного мнения, изобретателя, человека, перед которым мир осознанно считает себя в большом долгу» (Galton, 1869). Он проанализировал родословные почти 300 семей, в которых были выдающиеся судьи, государственные деятели, военачальники, писатели, ученые, поэты, музыканты, художники и т. д. Его результаты показали, что видного социального положения с наибольшей вероятностью достигают близкие родственники, а по мере того как родство становится дальше, вероятность стать выдающимся уменьшается.

Гальтон считал, что, как правило, выдающиеся люди имеют одинаковые социальные и финансовые преимущества, а также возможности получить образование. Он считал, что репутация выдающихся людей указывает на их природные способности и не обусловлена средовыми факторами. Чтобы обосновать свои аргу-

менты, Гальтон указывал на то, что многие выдающиеся люди произошли из семей ничем особенным не выделяющихся. Он пришел также к выводу, что приемные дети римских католических пап, которые пользуются огромными социальными благами, составляют группу менее известных людей, чем дети выдающихся деятелей. Гальтон затратил значительные усилия, чтобы улучшить способы оценки психических характеристик. Он разработал методики для оценки остроты обоняния, осязания и зрения и для оценки роста и веса, времени реакции и объема памяти. В статистике он ввел понятия корреляции, медианы и процентиля. В 1883 г. он ввел метод исследования близнецов для выяснения относительного влияния генотипа и среды. Он изучил 35 пар идентичных близнецов, которые были абсолютно схожи при рождении и воспитывались в одинаковых условиях. Данные его анализа показали, что их поведенческое сходство сохраняется, даже если во взрослом состоянии они живут раздельно. Гальтоном были также проанализированы 20 пар неидентичных близнецов, которые были не столь похожи при рождении, но воспитывались в одинаковых условиях. Он писал:

«Никуда не денешься от вывода, что природа чрезвычайно сильно преобладает над воспитанием, когда различия в воспитании не превышают того, что обычно имеет место среди людей одинакового социального положения в одной стране. У меня есть опасения, что мои данные, возможно, доказывают слишком многое и могут восприниматься с недоверием, потому что сильно противоречат житейскому опыту, согласно которому воспитанием можно добиться столь немногого» (Galton, 1883).

После работ Гальтона стали быстро развиваться исследования генетической основы поведенческих признаков, однако до сих пор в этих исследованиях содержится много противоречий. В начале нашего столетия наибольший интерес вызвал бихевиоризм. В частности, работы Уотсона (Watson, 1930) убедили многих психологов, что развитие поведения не определяется генетическими факторами, и твердые взгляды сторонников влияния средовых факторов на поведение, принятые бихевиористами, оставались господствующими вплоть до шестидесятых годов. Можно сказать, что как наука генетика поведения ведет свое начало с 1960 г., когда Фуллер и Томпсон (Fuller, Thompson, 1960) опубликовали книгу «Генетика поведения». В ней представлена история исследований поведения и умственных способностей человека и рассмотрены данные, свидетельствующие о влиянии генов на поведение. Несмотря на достаточную обоснованность данных, многие социологи и психологи остались противниками идеи влияния генетических факторов на поведение, и споры продолжались (см. Hirsch, 1963, 1967). Даже сегодня некоторые теории, основанные на генетической аргументации, остаются противоречивыми. В этой главе мы рассмотрим данные, свидетельствующие о влиянии генетических факторов на поведение.

4.1. Единоичные гены и поведение

Поведенческие признаки, контролируемые отдельными генами, могут быть предметом строгого генетического анализа поведения. Классический пример этого — работа Маргарет Басток (Margaret Bastock, 1956), изучавшей условия успешного спаривания у плодовой мушки *Drosophila melanogaster*. Эта исследовательница скрещивала особей, несущих мутацию *yellow* (желтое тело), с дикими мухами в течение семи поколений. Полученные данные свидетельствовали о том, что дикие мухи генетически сходны с носителями мутации *yellow*, за исключением участка хромосомы, где локализован ген *yellow*. Басток обнаружила, что самцы, несущие мутацию *yellow*, реже спариваются с дики-

ми самками, чем дикие самцы. У желтых самцов изменен ритуал ухаживания, и это снижает их успех при размножении. Они в меньшей степени стимулировали самок к спариванию, так как во время ухаживания слишком мало вибрировали крыльями.

Ротенбюлер (Rothenbuhler, 1964) провел тонкий генетический анализ гнездоочистительного поведения медоносной пчелы (*Apis mellifera*). Личинки этих пчел иногда погибают от болезни, именуемой американской пчелиной гнильцой. Чтобы поддерживать гигиенические условия внутри улья, нормальные рабочие пчелы вскрывают ячейки, в которых находятся больные личинки, и удаляют их. Некоторые расы пчел, называемые «негигиеническими», этого не делают. Скрещенные с нормальными гигиеническими пчелами, они дают негигиенических потомков, что свидетельствует о доминантности этого признака. При скрещивании гибридов с родительской гигиенической расой Ротенбюлер получил следующие результаты. Из 29 образованных колоний в девяти зараженные ячейки оказались вскрытыми, но больные личинки из них удалены не были; в шести — ячейки не вскрывались, но если их вскрывал экспериментатор, то пчелы удаляли больных личинок; в восьми колониях пчелы не вскрывали ячейки и не удаляли личинок.

На основе полученных данных Ротенбюлер предположил, что вскрывание ячеек и удаление личинок контролируется различными генами. Эти результаты можно объяснить, постулируя существование двух пар аллелей, из которых негигиенические аллели доминантны. Таким образом, рабочие пчелы с генотипом *Uu* или *UU* не будут вскрывать зараженные ячейки, а с *Rr* или *RR* не будут удалять личинок. У гаплоидных самцов пчел, которых называют «трутнями», только один набор хромосом. В 29 семьях Ротенбюлер обнаружил четыре типа трутней (*UR*, *Ur*, *uR*, *ur*), которых он скрестил с гигиеническими матками (*uu*, *rr*), как показано на рис. 4.1. В соответствии с этой простой менделевской схемой возвратное скрещивание дает четыре генотипа в равных соотношениях, и результаты, полу-

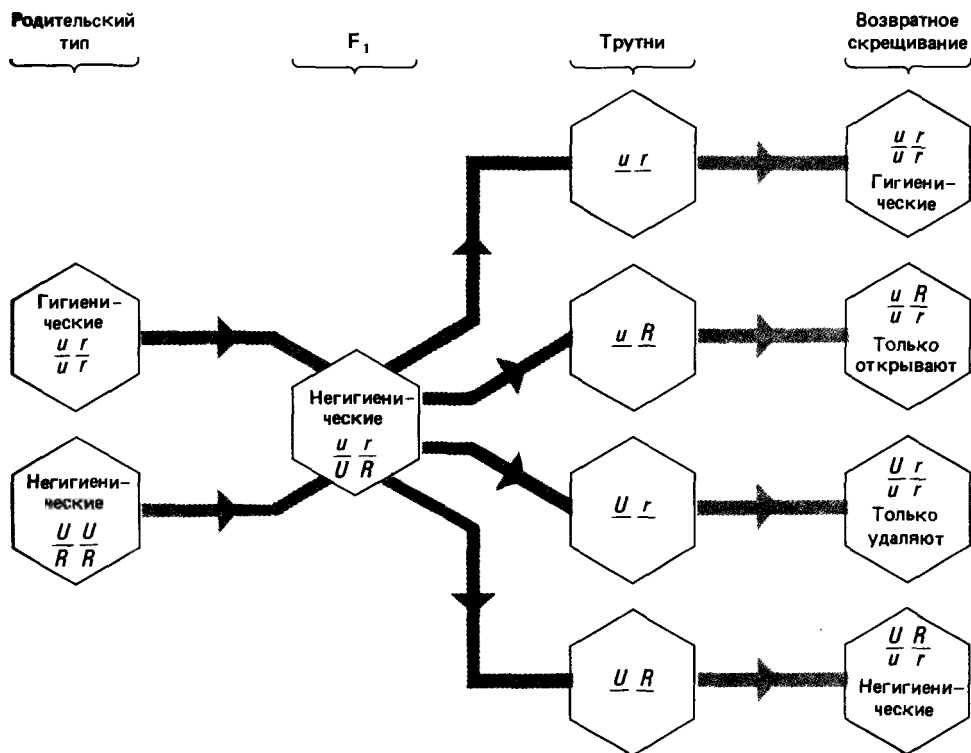


Рис. 4.1. Менделевская схема, предложенная для объяснения устойчивости пчел к американской пчелиной гнильце. (По Rothenbuhler, 1964.)

ченные Ротенбюлером, существенно не отличаются от нее. Среди полностью гигиенических, частично гигиенических или полностью негигиенических рабочих пчел не обнаружено ни физических, ни физиологических различий, хотя имеются данные, что негигиенические пчелы все же могут проявлять гигиеническую активность, но очень редко, и требуют для этого более мощных стимулов, чем нормальные. Это заставляет думать, что аллели U и u действуют как переключатели, которые запускают поведение вскрытия ячеек при условии, что существует некий порог стимуляции.

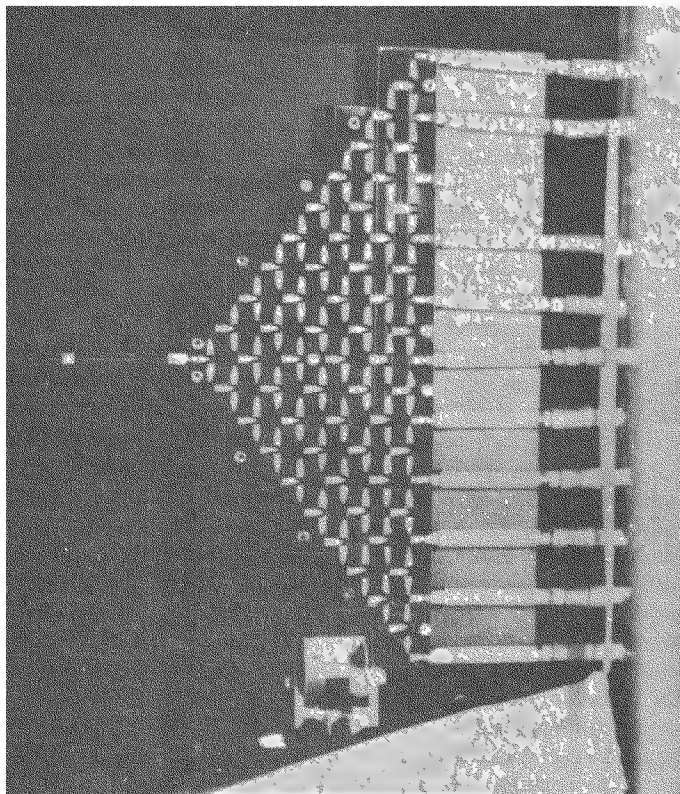
Гены, которые действуют как переключатели, активируя группу других генов, известны и в ряде других случаев. Например, у некоторых бабочек весьма сложный рисунок крыльев напоминает рисунок крыльев других видов, несъедобных для хищников. Развитие мимикрического рисунка контролируется множественными генами, но оказывается, что определяет

появление рисунка единственный ген-переключатель (Sheppard, 1961). Единичные гены известны также и у человека. Примером может служить недостаточность лактазы, обнаруженная у некоторых расовых групп (см. разд. 5.2). Синтез лактазы контролируется геном с тремя аллелями — L , l_1 и l_2 . Как l_1 , так и l_2 рецессивны по отношению к L , а l_2 рецессивен по отношению к l_1 . У особей с генотипами LL , Ll_1 или Ll_2 лактаза синтезируется как у взрослых, так и у детей. Особи с генотипом l_1l_1 или l_1l_2 не синтезируют лактазу во взрослом состоянии, а особи с l_2l_2 не могут ее синтезировать даже в детстве. Взрослые люди с генотипами l_1l_1 или l_1l_2 могут употреблять в пищу только кисломолочные продукты.

4.2. Хромосомные мутации

Расположение и число хромосом часто можно наблюдать непосредственно под микроскопом. Известны различные типы

Рис. 4.2. Лабиринт для изучения геотаксиса у дрозофилы. Мух помещают в пробирку слева и собирают из разных пробирок справа. (Фотография Jerry Hirsch.)



хромосомных мутаций и влияние некоторых из них на фенотип. Поэтому изучение связи между поведением и строением хромосом представляет собой вполне подходящий метод для исследования влияний генов на поведение.

Излюбленным объектом такого типа исследований является плодовая мушка *Drosophila*. В клетках слюнных желез личинок дрозофилы содержатся гигантские хромосомы; препараты слюнных желез сравнительно легко приготовить и анализировать. Впервые хромосомный анализ при изучении поведения дрозофилы применили Хирш (Hirsch) и его коллеги. Они изучали стремление *Drosophila melanogaster* двигаться в направлении силы земного притяжения или против него (положительный или отрицательный геотаксис). Поведенческую реакцию они проверяли в вертикальном пластиковом лабиринте (рис. 4.2), который должны были преодолеть мухи, привлекаемые запахом пищи.

Обратному движению препятствовали конусообразные воронки в соединениях лабиринта. Большое число мух запускали в пробирку с левой стороны лабиринта и собирали в серию пробирок справа. Таким способом можно проверить тысячи мух, не трогая их при этом руками. Среди мух, собранных в различные пробирки с правой стороны, можно было выделить мух со строго положительным геотаксисом, со строго отрицательным геотаксисом и промежуточных. Скрещивая мух из крайней верхней и крайней нижней пробирок, можно получить расы с положительным или отрицательным геотаксисом (рис. 4.3).

В одном из экспериментов сравнивали три популяции дрозофил (Hirsch, Erlenmeyer-Kimling, 1962). В одной вели отбор на положительный геотаксис, в другой — на отрицательный геотаксис, а в третьей, контрольной, популяции проводилось неселективное скрещивание. Мух скрещива-

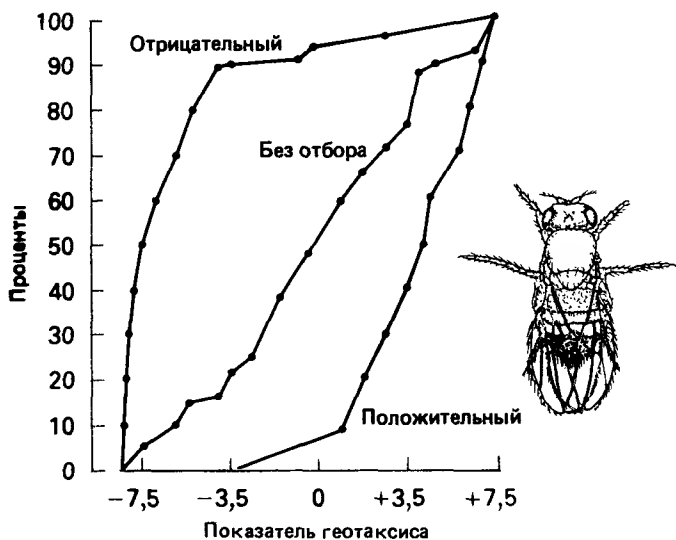


Рис. 4.3. Показатели, полученные при изучении геотаксиса, у трех линий *Drosophila* в лабиринте, изображенном на рис. 4.2. (По Hirsch, 1963.)

ли с особой линией, в которой были различные хромосомные инверсии и гены-маркеры. У *Drosophila melanogaster* имеются четыре пары хромосом, три пары больших и одна — маленьких. Гены-маркеры использовались для идентификации трех больших хромосом. Это были доминантные гены, контролирующие признаки, отчетливо проявляющиеся в фенотипе. Специальная схема скрещивания позволила получить самок, которые были либо гомозиготны, либо гетерозиготны по хромосомам, подлежащим исследованию.

Эти три хромосомы можно было идентифицировать с помощью генов-маркеров следующим образом: хромосома X — ген узких глаз (*Bar*), хромосома II — ген волнистых крыльев (*Cy*) и хромосома III — ген, обуславливающий короткие щетинки (*Sh*). Тестируемую самку, несущую эти маркеры, скрещивали с самцами одной из исследуемых линий. Для использования в последующих экспериментах из потомства отбирали только тех, которые несли все три гена-маркера. При возвратных скрещиваниях, используя самцов из исходной популяции, получили восемь возможных генотипов. Следовательно, каждая из трех больших хромосом гетерозиготна или гомозиготна по S-хромосоме, полученной от тестируемой линии (*s*), к которой принадлежал отец. На генотипах

этих восьми классов изучали индивидуальные эффекты и взаимодействие хромосом.

Хирш и Линда Эрленмейер-Кимлинг (Hirsch, Erlenmeyer-Kimling, 1962) обнаружили, что в популяции, где отбор не проводился, хромосомы X и II оказывают большое влияние на развитие положительного геотаксиса, а хромосома III — на развитие отрицательного геотаксиса. В линии, где проводился отбор на положительный геотаксис, были обнаружены небольшие изменения в хромосомах X и II, но хромосома III в этом случае оказывала влияние на развитие положительного геотаксиса. В линии, которая была отобрана на отрицательный геотаксис, отрицательное влияние хромосомы III увеличивалось, тогда как положительное действие хромосом X и II было меньше. Эффект от совместного действия всех трех хромосом был больше в случае отрицательного геотаксиса. Это неудивительно, так как общая реакция на отбор (см. рис. 4.3) сильнее в случае отрицательного геотаксиса. Эти результаты показывают, что поведение, связанное с геотаксисом, контролируется рядом генов, которые находятся во всех трех больших хромосомах.

Хромосомный анализ широко применяется при изучении различных типов поведения дрозофилы, в том числе скорости спаривания и других аспектов ухаживания

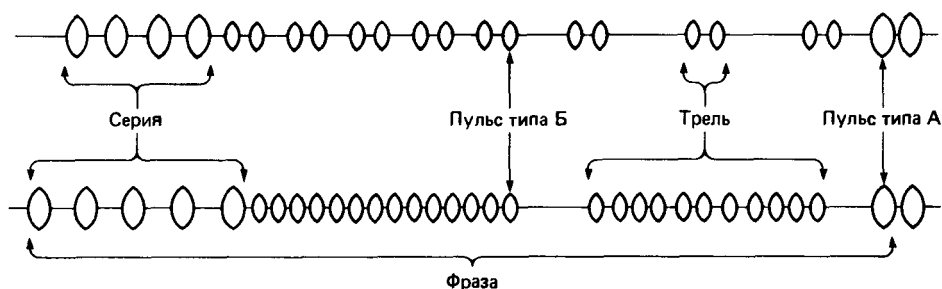


Рис. 4.4. Структура фразы призывного сигнала сверчка *Teleogryllus*. Каждая фраза состоит из пульсов двух типов: пульсы типа А содержатся в составе серии, а пульсы типа В – в составе трели. Песня *T. oceanicus* показана сверху, а песня *T. commodus* – внизу. (По Bentley, Hoy, 1972.)

(Ehrman, Parsons, 1976). Хромосомные инверсии обычны, и обнаружено, что *D. pseudoobscura* с такими инверсиями в гетерозиготном состоянии характеризуются большей приспособленностью, чем с инверсиями в гомозиготном состоянии, благодаря влиянию на поведение ухаживания. Хромосомные аномалии у человека являются предметом интенсивных исследований, и считают, что эти аномалии являются причиной таких заболеваний, как эпилепсия, маниакально-депрессивный психоз, умственная отсталость и шизофрения (McClearn, DeFries, 1973; Ehrman, Parsons, 1976).

4.3. Полигенное наследование поведения

Многие поведенческие признаки контролируются большим числом генов и большим числом факторов окружающей среды. Для генетического анализа таких сложных ситуаций можно использовать разнообразные методы. Их эффективность в большой мере зависит от степени наследуемости рассматриваемого поведенческого признака. Однако некоторые аспекты поведения характеризуются высокой степенью наследуемости, с них мы и начнем обсуждение полигенного наследования.

Самцы сверчков привлекают самок с большого расстояния призывными сигналами. Звук извлекается при ритмичном раскрытии и складывании специализированных надкрылий, на которых находится специальный фрикционный механизм. При каждом складывании надкры-

лий возникает звук, тогда как раскрытие беззвучно. Эти призывные сигналы удивительно стереотипны у членов локальной популяции, но они резко различаются у разных видов. Различия имеют место в основном во временной организации звуковых пульсов (рис. 4.4). Межвидовые гибриды в природе не встречаются (Hill et al., 1972), однако их можно получить в лаборатории. Например, Леруа (Leroy, 1964) получил гибрид между австралийскими полевыми сверчками *Teleogryllus commodus* и *T. oceanicus*. Бентли и Хой (Bentley, Hoy, 1972) обнаружили, что призывные сигналы гибридов первого поколения (F_1) заметно отличаются от призывных сигналов обоих этих видов. В частности, интервалы между сериями и между трелями гибридов имели значения, промежуточные между значениями соответствующих интервалов у родителей. На рис. 4.5 сравниваются осциллограммы призывных сигналов *T. commodus* и их гибридов. По данным Бентли и Хоя, реципрокные гибриды отличаются друг от друга. Призывный сигнал гибрида, полученного от самки *T. oceanicus* и самца *T. commodus*, был похож на сигнал *T. oceanicus* наличием отчетливо выраженного интервала между трелями. У гибрида, полученного от самки *T. commodus* и самца *T. oceanicus*, в звуковом сигнале отсутствует хорошо выраженный интервал между трелями, и он похож на сигнал *T. commodus*. Эти различия лучше всего видны на гистограмме распределения межимпульсных интервалов (рис. 4.6.).

Эти результаты позволяют предположить, что наследование характера при-

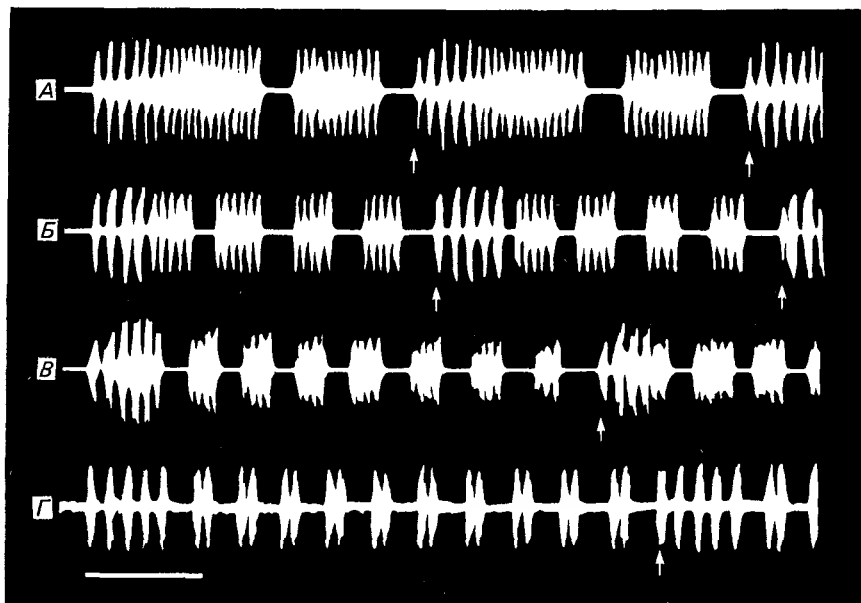


Рис. 4.5. Осциллограммы призывных сигналов *T. oceanicus* (А.), *T. commodus* (Г) и их гибридов: самка *T. oceanicus* × самец *T. commodus* (Б) и самка *T. commodus* × самец *T. oceanicus* (В) (стрелками отмечено начало фраз). (По Bentley, Hoy, 1972.)

зывного сигнала полигенно. Мы не располагаем данными о том, что какой-либо конкретный признак призывного сигнала является доминантным и призывные сигналы гибридов промежуточны по своим параметрам между призывными сигналами родителей. Эта гипотеза подкрепляется тем фактом, что у гибридов от возвратного скрещивания также наблюдается промежуточное наследование (Bentley, 1971). Кроме того, существуют некоторые указания на то, что наследование этих признаков сцеплено с полом. Призывные сигналы гибридов от реципрокного скрещивания отличаются таким образом, что можно думать, что интервалы между трелями, свойственные *T. oceanicus*, есть у одних гибридов, но отсутствуют у других. Обозначение пола у сверчков, Х0, означает, что Y-хромосома отсутствует. Самец получает X-хромосому от матери, но не получает ничего, что соответствовало бы ей от отца. Таким образом, оказывается, что интервал между трелями у гибрида от самки *T. oceanicus* и самца *T. commodus* определяется X-хромосомой матери *T. oceanicus*. Этого признака нет ни у гибри-

дов от самки *T. commodus* и самца *T. oceanicus*, ни у их матерей.

На призывные сигналы самцов различных видов реагируют преимущественно самки соответствующего вида. Интересно, однако, узнать, как гибридные самки реагируют на призывные сигналы своих родителей и своих братьев. Самки сверчков немые и реагируют на призывные сигналы самца тем, что ползут по направлению к источнику звука. Хилл и др. (Hill et al., 1972) показали, что самки *T. oceanicus* и *T. commodus*, имеющие возможность свободно перемещаться, могут отличать призывный сигнал своего вида от призывного сигнала других видов.

Чтобы выразить количественно предпочтение самки, Хой и Пол (Hoy, Pol, 1973) использовали Y-образный лабиринт, показанный на рис. 4.7. Они воспроизводили записанные призывные сигналы через громкоговоритель, помещенный справа и слева от лабиринта. Таким способом они имели возможность измерять относительную привлекательность любого призывного сигнала. Хой и Пол обнаружили, что самки *T. oceanicus* и *T.*

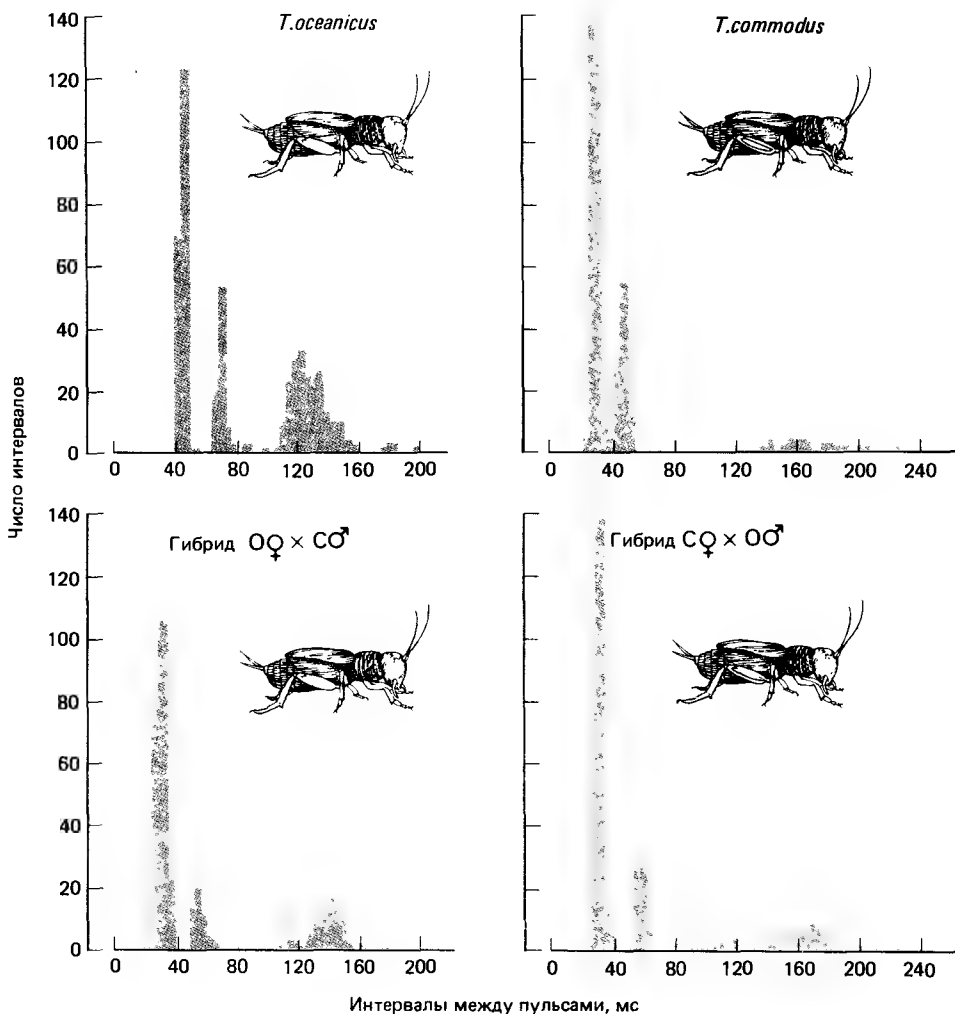


Рис. 4.6. Гистограммы частот интервалов между пульсами в призывных сигналах сверчков. Каждая гистограмма представляет собой анализ одного индивидуального сигнала. На гистограммах можно различить внутрисерийные интервалы, интервалы в пределах трели и интервалы между трелями. (По Bentley, Hoy, 1972.)

commodus отличаются видовой призывный сигнал; это же было обнаружено Хиллом и др. у свободно перемещающихся самок. Кроме того, эти авторы показали, что гибридные самки, являющиеся дочерьми самок *T. oceanicus* и самцов *T. commodus*, призывный сигнал своих братьев предпочитают типичному призывному сигналу любого из родителей. Как видно из рис. 4.6, призывный сигнал гибрида от скрещивания самца *T. oceanicus* и самки *T. commodus* легко отличить от призывного сигнала любого из родителей. (Обратите

внимание, что он не так четко разделен на интервалы, как в случае с гибридом от другой комбинации.) Тот факт, что призывный сигнал гибрида предпочитается самкой, означает, что призывный сигнал самца и восприятие и распознавание его самкой каким-то образом связаны генетически.

Хорошо известно, что различные породы собак характеризуются разными поведенческими признаками. В 1965 г. Скотт и Фуллер (Scott, Fuller, 1965) опубликовали некоторые результаты своих обширных

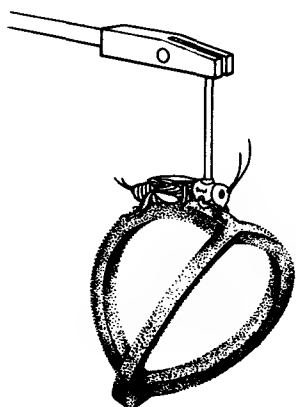


Рис. 4.7. Самка полевого сверчка на Y-образном лабиринте. Ее движения по лабиринту показывают, призывному сигналу какого самца она оказывает предпочтение. (По Ноу, 1974.)

исследований по генетической основе таких различий. В одном исследовании они сравнивали поведение коккер-спаниелей, басенджи и их гибридов. Спаниели с давних пор воспитывались как спортивные собаки, послушные и преданные своему хозяину (рис. 4.8). Родиной спаниелей

считается Испания, где их использовали на охоте с ловчими птицами и при ловле птиц сетями. Собаку приучали прижиться к земле, когда она обнаружит куропатку или другую дичь. Затем брошенной сетью накрывали и птицу, и собаку. После изобретения огнестрельного оружия сеть больше не использовали и спаниелей научили останавливаться и указывать, где они обнаружили птиц. Были выведены спрингер-спаниели, которые прыгали и вспугивали птиц. Первоначальная привычка затаиваться осталась только у коккер-спаниелей.

Басенджи широко распространены в Африке; пигмеи и некоторые другие африканские племена используют их на охоте (рис. 4.9). Это многоцелевые охотничьи собаки, довольно осторожные. Басенджи молчаливы и почти никогда не лают, хотя порой они долго и протяжно воют.

Скотт и Фуллер (Scott, Fuller, 1965) осуществили обширную программу скрещивания этих двух пород (рис. 4.10), включая реципрокные скрещивания и различные типы возвратного скрещивания. В табл. 4.1 суммированы признаки этих

Таблица 4.1. Характеристики басенджи и коккер-спаниелей. (По Scott, Fuller, 1965).

Признаки	Басенджи	Коккер-спаниели	Наиболее вероятный способ наследования
Дикость и прирученность			
Избегание и голосовые реакции при взятии на руки	Высокое	Низкое	Один доминантный ген, определяющий дикость
Сопrotивление ограничению движений	Высокое	Низкое	Один ген без доминирования
Агрессивность во время игры в возрасте 13-15 нед	Высокая	Низкая	Два гена без доминирования
Лай в возрасте 11 нед			
Порог стимуляции	Высокий	Низкий	Два доминантных гена, определяющие низкий порог
Тенденция лаять малое число раз	Высокая	Низкая	Один ген без доминирования
Половое поведение (время течки)	1 раз в год	1 раз в полгода	Тип басенджи определяется одним рецессивным геном
Тенденция сохранять спокойствие при взвешивании	Низкая	Высокая	Два рецессивных гена, определяющих сильную тенденцию.



To the Honorable S^r Richard
Bar^t. created by Letters Patent to
Phillip now L^d. Vis^t Wenman Bar^{on}
of Dublin in y^e Kingdome of Ireland
in y^e County of Gallway in the said
This Picture is humbly dedicated by
F. Barker delin.



Wenman of Caswell in Oxfordshire
comence. after the death of R^t Hon^{ble}
Wenman of Kilmainsham in y^e County
as also Vis^t Wenman of Tuam.
Kingdome.
Richard Blome A Single Print

Рис. 4.8. Использование спаниелей на соколиной охоте. Собаки припадают к земле в ответ на сигнал, поданный рукой их хозяина. (Из Blome's Gentleman's Recreation, 1686. С разрешения J. P. Scott.)



Рис. 4.9. Питмен, возвращающиеся с охоты с басенджи. Сети используются для того, чтобы ловить дичь, которую вслугивают собаки. (С разрешения J. P. Scott.)

двух пород и указаны наиболее вероятные способы наследования, основанные на результатах экспериментов. Щенки басенджи обычно дикие в сравнении с ручными и ласковыми щенками спаниелей. Они избегают рук и сопротивляются, если их пытаются удерживать. Проверка на приручение показала, что поведение щенков F_1 сходно с поведением родителей и определяется, таким образом, доминантными генами. Результаты экспериментов по возвратному скрещиванию свидетельствуют о том, что единственный доминантный ген контролирует дикость, обычно свойственную басенджи. Способность к послушанию у спаниелей контролируется единственным рецессивным геном. Возьмем другой пример. У самок басенджи течка бывает

обычно раз в год, во время осеннего равноденствия. У спаниелей, как и у большинства европейских пород, это происходит каждые шесть месяцев в любое время года. Эстральный цикл у басенджи, очевидно, контролируется единственным рецессивным геном. Учитывая все это, Скотт и Фуллер пришли к выводу, что исследуемые ими поведенческие признаки контролируются одним или двумя генами. Эта ситуация оказывается промежуточной между простым менделевским наследованием и полигенным наследованием.

Может показаться удивительным, что такие сложные черты поведения контролируются таким малым числом генов. Однако эти две породы собак были изолированы в течение долгого времени и под-



Рис. 4.10. Родительские пары коккер-спаниелей (*вверху*) и басенджи (*внизу*), использованные в генетических исследованиях Скотта и Фуллера. (Skott, Fuller, 1965; фотография J. P. Scott.)

вергались интенсивному искусственному отбору. Это, по-видимому, сформировало генотип, который гомозиготен по отдельным признакам, так что имеется лишь небольшое расщепление внутри пород. Генетика поведения собак особенно интересна, так как способность научиться конкретному типу поведения у них часто является наследственной.

4.4. Наследование поведенческих признаков

«Вопрос о том, что важнее в формировании физических черт человека и его личности природа или воспитание, генотип или окружающая среда, попросту ошибочен и может ввести в заблуждение. Генотип и окружающая среда важны в равной степени, так как и то и другое необходимо... Вопрос о роли генотипа и окружающей среды в развитии человека следует поставить так: до какой степени различия, наблюдаемые между людьми, определяются различиями их генотипов и различиями условий, в которых люди рождаются, растут и воспитываются? (Dobzhansky, 1964).»

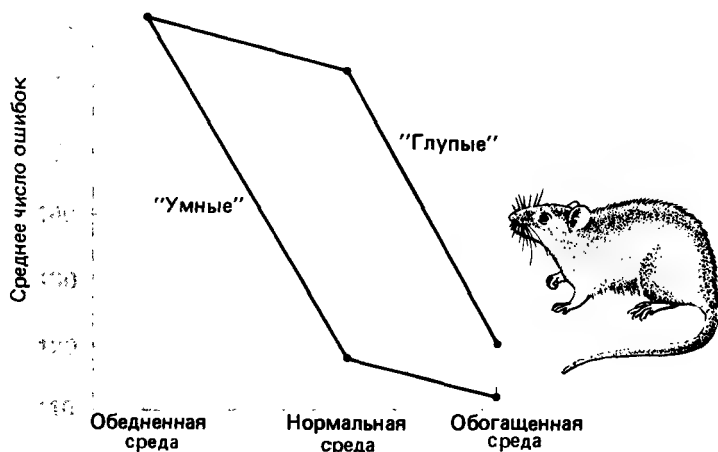
Большая часть работ Фрэнсиса Гальтона основана на представлении о том, что фенотипическое сходство между родственниками частично определяется сходством их генотипов. Однако Гальтон не был знаком с работами Менделя и считал, что наследственность носит слитный характер. Он думал, что материал наследственности непрерывен, поэтому признаки потомков промежуточны между признаками их родителей. На основе таких допущений Гальтон впервые разработал методику расчета корреляций между родственниками как средство оценки наследования тех или иных признаков. В 1918 г. Фишер опубликовал статью, в которой было показано, что возможно предсказать корреляции, ожидаемые между родственниками на основе теории Менделя. Работы Менделя стали известны обществу в 1900 г., однако они относились только к дискретным признакам. Фишер попытался применить менделевскую теорию для анализа непрерывных признаков, таких, как рост и масса. Интересно, что его выводы были сходны с выводами Гальтона, причем большая часть прогнозов в

этих двух теориях была почти идентична.

Наследуемость впервые была определена как доля изменчивости, связанная с различиями в наследственности (Lush, 1940). Иными словами, когда мы анализируем конкретный признак в популяции живогных, такой, например, как масса тела, мы определяем, какой вклад вносят в фенотипическое проявление этого признака генотипическая и средовая компоненты. Рассматривая родственные популяции в различных условиях, иногда можно оценить степень влияния на изменчивость особей факторов окружающей среды и генетических факторов.

Существуют разнообразные статистические методы оценки наследуемости поведения. Некоторые основаны на исследовании фенотипической изменчивости у генотипически однородных особей. Эта общая фенотипическая изменчивость генотипически идентичных особей сравнивается с общей фенотипической изменчивостью в природной генотипически разнообразной популяции. Такое сравнение дает соотношение, в котором противопоставляется генотипическая компонента фенотипического разнообразия средовой компоненте. При оценке с помощью этой статистической методики мы сталкиваемся с определенными трудностями, но она ясно показывает, насколько ошибочно относить один вид поведения к «наследственному», а другой – к «приобретенному». В случае если возникнет новая генная вариация или популяция попадает в другие условия среды, это соотношение может сильно измениться. Типы поведения, которые «генетически детерминированы» в одной среде (у монозиготных близнецов, воспитанных вместе, фенотипы оказываются сходными), могут быть подвержены и сильному влиянию средовых факторов, например климатических (у монозиготных близнецов, воспитанных порознь, фенотипы оказываются разными). Напротив, тип поведения, который «детерминирован средовыми факторами» (у всех генотипически различающихся особей одинаковый фенотип, если их воспитывают в одинаковых условиях), может, очевидно, в значительной степени подвергаться воздействию генетической компо-

Рис. 4.11. Среднее число ошибок, сделанных в лабиринте «умными» и «глупыми» крысами, выросшими в обогащенной, нормальной и обедненной среде. (По Коопер, Zubek, 1958.)



ненты в среде, в которой проявляется генотипическое разнообразие. Все эти взаимодействия позволяют лишь в строгих пределах определить степень наследуемости того или иного типа поведения, а также провести границу между врожденным и приобретенным поведением. Мы можем сказать, что данный тип поведения может наследоваться в 80% случаев при данном генотипе, в данной среде и в конкретной популяции, но мы не можем переносить эти выводы на другую популяцию или среду.

При оценке наследуемости ошибки могут происходить из разных источников, наиболее важный из них — это взаимодействие генотипа и среды и корреляции генотипа и среды. Взаимодействие между генотипом и средой вводит изменчивость, которая не принимается во внимание при обычных расчетах наследуемости. Например, Трайон (Tryon, 1942) проводил селекцию крыс на неспособность ориентироваться в лабиринте («глупые» крысы) и на блестящее ориентирование в нем («умные» крысы). Этих крыс выводили и тестировали в обычных лабораторных условиях. А Купер и Зубек (Cooper, Zubek, 1958) выращивали одних крыс в обычных условиях, других — в обедненных, без укрытий и препятствий, а третьих — в условиях, обогащенных сложными лабиринтообразными сооружениями. При испытаниях в стандартном лабиринте эти две линии крыс, выращенные в обычных условиях, сильно различались по своим воз-

можностям ориентироваться в лабиринте, как это обнаружили раньше и другие исследователи. Однако обе линии крыс, выращенных в обедненных условиях, одинаково плохо ориентировались в лабиринте, тогда как обе линии, выращенные в обогащенной среде, ориентировались одинаково хорошо (рис. 4.11). Хотя эти две линии отчетливо различаются генотипически, в фенотипе эта разница проявляется только у крыс, выращенных в определенных условиях среды.

Корреляция генотипа и среды другой потенциальный источник ошибок при оценке наследуемости поведенческих признаков — может возрасть, когда особи избирают какую-то особую среду или у них развиваются определенные привычки для компенсации генотипических дефектов. Однако, несмотря на эти трудности, оценка наследуемости оказалась особенно полезной для разделения эффектов природы и воспитания.

Оценки наследуемости, основанные на сходстве между родственниками, часто использовались в генетическом анализе поведения человека. Однако здесь есть ряд осложняющих факторов. Во-первых, генетическое доминирование снижает корреляцию между родственниками. При генетическом доминировании вклады родителей в проявление признака неодинаковы, т.е. вводится еще один источник изменчивости. Это называется *дисперсией доминирования*. Однако дисперсия доми-

нирования оказывает различное действие на корреляции родителей и потомков и корреляции между сибсами. Фактически разница между этими двумя коэффициентами корреляции должна точно составлять одну четверть дисперсии, обусловленной доминированием (Bodmer, Cavalli-Sforza, 1976).

Во-вторых, подбор пар у человека, вероятно, не является случайным в отношении некоторых признаков. Можно допустить, что в отношении определенной части признаков, которые нельзя наблюдать непосредственно, например уровней ферментов, подбор пар происходит случайным образом, однако этого нельзя сказать в отношении таких признаков, как рост и коэффициент умственного развития. Корреляции между мужем и женой по этим признакам обычно положительны, что указывает на неслучайный или выборочный подбор, поскольку люди обычно стремятся выбирать партнеров одинакового роста и умственного развития. Эти корреляции по росту составляют примерно $+0,3$, а по умственному развитию — примерно $+0,4$. На эти корреляции могут влиять и социальные факторы, так как между социально-экономическим положением и данными признаками также существует положительная корреляция. Поэтому тенденция выбирать мужа или жену из той же социальной группы обычно приводит к положительной корреляции между мужем и женой. Ассортативные браки у человека могут влиять на увеличение частоты гомозигот.

В-третьих, при анализе наследуемости поведения человека необходимо правильно оценивать средовую дисперсию, поскольку в этом случае условия среды нельзя контролировать, как при исследованиях, проводимых на животных. Был предложен способ (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971) разделения средовой дисперсии на отдельные компоненты. Прежде всего следует различать внутрисемейную дисперсию. Она может быть обусловлена возрастными различиями, порядком рождения, различиями по полу и т. д. В семьях разных размеров эта дисперсия может также зависеть от уровня питания и наличия жилищной площади.

Далее существует дисперсия, обусловленная различиями между семьями одного социально-экономического слоя. Некоторую информацию о значении этого фактора можно почерпнуть из рассмотрения корреляции между приемными детьми и их приемными родителями, однако результаты могут быть тенденциозны из-за того, что родителей выбирают посреднические агентства.

Затем следует учитывать дисперсию между социально-экономическими слоями. Культурная преемственность может привести к корреляциям между родственниками, которые трудно отличить от корреляций, обусловленных генотипическими факторами. Культурная преемственность между родителями и детьми в значительной степени маскирует биологическую наследуемость (Cavalli-Sforza, Feldman, 1974). Это остается одной из самых интересных проблем в биологии.

Возможно, следовало бы также учитывать средовую дисперсию, сопровождающую расовые различия. Например, условия жизни черного и белого населения США сильно различаются. Это может быть обусловлено частично культурными различиями, частично социально-экономическими факторами.

И наконец, существует дисперсия, обусловленная взаимодействием генотипа и среды. У человека такое взаимодействие может иметь место, например, между возрастом наступления половой зрелости и типом школьного обучения, доступным разным возрастным группам.

В общем, мы можем конкретизировать средовую дисперсию, добавляя компоненты, перечисленные выше.

Кавалли-Сфорца и Бодмер (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971) пришли к выводу, что оценки наследуемости не соответствуют относительному значению природы и воспитания; исключения составляют некоторые конкретные обстоятельства. Изменения в условиях среды могут свести на нет даже прямые измерения наследуемости. Например, для особенностей телосложения человека характерна высокая степень наследуемости, однако в популяциях человека эти особенности будут наследоваться по-разному, что обусловлено раз-

личными факторами среды, например питанием. Если оценка наследуемости позволяет нам судить об отношении преобладающих генетических различий к преобла-

дающим различиям среды, то эти оценки нельзя относить к другим популяциям, другой среде или другому периоду времени.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

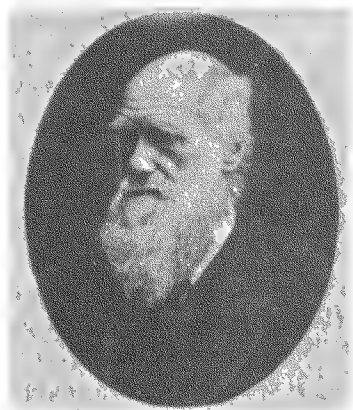
1. В этой главе мы рассмотрели некоторые методы исследования генотипического влияния на поведение животных. Мы увидели, что в некоторых случаях можно определить действие одного гена, однако обычно даже простые аспекты поведения контролируются множеством генов.
2. Полигенное наследование можно изучать в экспериментах по скрещиванию, спланированных так, чтобы обнаружить влияние хромосомных мутаций на поведение или чтобы обнаружить количественные различия в поведении различных генетических линий.
3. Наследуемость поведенческих признаков оценивается дисперсией фенотипических признаков в конкретной популяции. Наследуемость признака – это часть наблюдаемой дисперсии, обусловленной различиями в наследственности. Наследуемость можно изучить, рассматривая различия между близкородственными животными, выросшими в различных условиях, и различия между животными, выросшими в одинаковых условиях.

Рекомендуемая литература

- Bodmer W. F., Cavalli-Sforza L. L. (1976) Genetics, Evolution, and Man, Freeman, New York.*
Ehrman L., Parsons P. A. (1976) The Genetics of Behavior, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

В этом разделе мы обсудим элементы эволюционной теории и ее связь с поведением, чтобы дать основы для понимания некоторых ключевых концепций и показать, как они применимы к исследованию поведения. Гл. 5 представляет собой введение в теорию естественного отбора и дает оценку некоторым имеющимся данным. В ней определены также физические и биотические давления естественного отбора, которые формируют эволюцию поведения животных. В гл. 6 приводится описание некоторых классических экспериментов, показывающих значение поведения для выживания. Она также знакомит нас с различными концепциями приспособленности, которые так важны в эволюционной биологии. В гл. 7 вводится понятие эволюционной стратегии, в том числе эволюционно стабильной-стратегии (ЭСС).

Чарлз Дарвин (1809–1882)



(Mary Evans Picture Library)

Чарлз Роберт Дарвин родился в Шрюсбери (Англия) в 1809 г. Его отец, Роберт Дарвин, был врачом, а дед, Эразм Дарвин, известным биологом. Во время обучения Дарвин не проявлял особенных успехов, хотя и интересовался естественной историей. Он недолго изучал медицину в Эдинбургском университете, а затем перешел в Кембриджский университет, чтобы изучать богословие. В 1831 г. ему предложили место натуралиста на корабле «Бигль». На этом корабле Дарвин побывал в Бразилии, Аргентине, Фолклендских островах, Тьерра-дель-Фуэго, Чили, Галапагосских островах, Таити, Новой Зеландии, Тасмании и Австралии. Перед ним открылись как богатства тропических лесов, так и окаменевшие остатки давно вымерших рептилий. Он пережил землетрясения и мятежи. Дарвин собрал обширные сведения о современных и ископаемых животных и растениях, геологических формациях и коралловых рифах. Он много думал об адаптациях, географической изменчивости и конкуренции, которая характерна для живых существ. После возвращения в Англию Дарвин сначала жил в Лондоне, а затем переселился в Кент, где прожил всю оставшуюся жизнь и умер в 1882 г.

Большое влияние на мышление Дарвина оказала работа Лайеля «Принципы геологии», которую он брал с собой в путешествие. В этой книге развивался взгляд, что история Земли есть результат естественных законов и сил,

которые действуют и могут наблюдаться в настоящее время. Она опровергала преобладавшее тогда мнение о том, что мир сформировался в серии катастроф либо природного, либо божественного происхождения. Путешествие Дарвина на «Бигле» открыло ему глаза на разнообразие видов растений и животных и на их замечательные адаптации к условиям обитания. В 1838 г. Дарвин прочел «Очерки народонаселения» Мальтуса, впервые опубликованные в 1798 г. В этих очерках Мальтус делал вывод, что численность населения имеет тенденцию расти в геометрической прогрессии, и утверждал, что производство пищи может возрастать лишь в арифметической прогрессии. Он доказывал, что рост народонаселения неизбежно будет сдерживаться голодом или другими формами «лишений» и «страданий». Дарвин понял, что конкуренция за ограниченные ресурсы неизбежно приводит к выживанию тех особей, которые обладают свойствами, обеспечивающими им преимущества в борьбе за жизнь. Он знал, что домашние животные и растения изменялись на протяжении поколений искусственным отбором, и у него начала формироваться идея, что признаки видов диких животных возникли в результате естественного отбора.

Дарвин сделал первый набросок своей теории в 1842, а следующий в 1844 г. Он намеревался подобрать данные, необходимые для более обширной работы, но в 1858 г. получил письмо от Альфреда Рассела Уоллеса с общей формулировкой теории эволюции путем естественного отбора, к которой Уоллес пришел независимым путем.

Дарвин и Уоллес совместно опубликовали предварительный очерк своей теории в 1858 г., а в 1859 г. Дарвин опубликовал книгу под названием «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение избранных пород в борьбе за существование».

Эта книга произвела революцию в научном мышлении и явилась основой для современной биологии. Дарвин написал ряд других книг, которые имеют отношение к изучению поведения животных и которые в значительной степени повлияли на развитие этологии. Наиболее важные из них «Происхождение человека и половой отбор» (1871) и «Выражение эмоций у человека и животных» (1872).

5. Естественный отбор, экология и поведение

Основные положения теории естественного отбора Чарлза Дарвина сводятся к следующему: 1. Особи, принадлежащие любой популяции животных одного вида, в значительной степени отличаются друг от друга. 2. Многие из этих различий наследуются. 3. В каждом поколении рождается гораздо больше особей, чем может достичь половой зрелости. Из всего этого следует вывод, что у разных особей вероятность выживания различна. У особей, признаки которых наиболее соответствуют условиям обитания, большая вероятность выжить и передать свои полезные признаки следующему поколению. Таким образом, некоторые признаки имеют тенденцию сохраняться в популяции. Другими словами, определенные черты животных подвергаются отбору.

Важно отличать логику теории естественного отбора от данных, свидетельствующих о том, что естественный отбор эффективен в природе. Если рассуждать логически и признать, что животные дают больше потомков, чем их может выжить, и что некоторые варианты генотипа наследуются, тогда неизбежно следует сделать вывод, что генотипы, позволяющие выжить, будут более всего соответствовать условиям существования и, таким образом, отбираться.

Дарвин не располагал непосредственными примерами действия естественного отбора, но с тех пор благодаря промышленной революции в природе появился пример, который интенсивно изучали. С середины XIX в. многие виды ночных бабочек стали темнее в промышленных районах Англии. Например, первые темные экземпляры березовой пяденицы (*Biston betularia*) были пойманы вблизи Ман-

честера в 1848 г., а к 1895 г. они составляли около 98% популяции этого района. Обычные экземпляры этого вида имеют светлую окраску с мелкими черными отметинами (рис. 5.1). В незагрязненных районах страны они обычно садятся на светлоокрашенные стволы деревьев, где их совершенно незаметно. Кеттлуэлл (Kettlewell, 1956) провел ряд экспериментов в сельских местностях графства Дорсет (Англия), где деревья покрыты слоем светлых лишайников. Он выпустил большое число светлых и темных бабочек и наблюдал, как бабочек, отдыхающих на стволах деревьев, поедали птицы; оказалось, что из 190 съеденных бабочек 164 были темными и только 26 светлыми. Такие же эксперименты, проведенные в загрязненном промышленном районе вблизи от Бирмингема (Англия), дали противоположные результаты: птицами было съедено в три раза больше светлых бабочек, чем темных. Кеттлуэлл (Kettlewell, 1955) установил, что светлые бабочки чаще садятся на светлую поверхность, тогда как темные формы предпочитают темную. Таким образом, представляется вероятным, что выживание бабочек в разных местообитаниях зависит не только от их окраски, но также и от их поведения.

Эти и другие эксперименты (Kettlewell, 1973) показали, что изменения в окружающей среде, вызванные промышленным загрязнением, изменяют последствия естественного отбора. Оказалось, что как в сельских, так и в промышленных районах птицы служили главными действующими агентами отбора. Их способность обнаружить сидящую спокойно бабочку является основным фактором, определяющим, какая бабочка выживет в дан-



Рис. 5.1. Типичная и меланистическая формы березовой пяденицы (*Biston betularia*) на стволе дерева, покрытом лишайниками (слева) и копытю (справа). (Фотография М. W. F. Tweedie.)

ных конкретных условиях. С точки зрения этих бабочек, птицы – главная особенность условий обитания, к которой они должны приспособиться. У тех из них, которые случайно унаследовали темную окраску, шанс выжить в промышленных районах будет больше, а в сельских меньше. Те, которые выжили, передают свои признаки следующему поколению, так что признаки популяции изменяются от одного поколения к другому. Здесь перед нами пример эволюционной адаптации, возникшей благодаря действию естественного отбора.

5.1. Доказательства эволюции посредством естественного отбора

Дарвин не мог привести пример естественного отбора, действующего непосредственно в настоящий момент, однако он отмечал, что человек применяет искусственный отбор при одомашнивании животных. Быстрые изменения, которые появляются у животных при одомашнивании,

показывают, что эволюция может быть результатом отбора, в данном случае – селективного скрещивания. Для подкрепления своей теории он привел также множество других данных.

Во времена Дарвина большинство исследователей не принимали идею эволюционных изменений, предпочитая думать, что мир всегда оставался неизменным. Однако в конце XVIII и начале XIX вв. геологи обнаружили многочисленные окаменелости и пришли к выводу, что большая часть из них – остатки животных, которые более не существуют. Вначале считали, что причиной вымирания видов были климатические катастрофы, а причиной появления новых видов – отдельные акты творения. Однако по мере того, как обнаруживалось все больше и больше ископаемых остатков, стало возможным проследить изменения некоторых видов, которые происходили на протяжении тысячелетий. Большая часть данных, основанных на ископаемых остатках, была известна Дарвину, и он использовал их в

качестве свидетельства того, что эволюция имела место (Romer, 1958).

Важным свидетельством эволюции Дарвин также считал сходство между современными видами живых существ. Например, у большинства позвоночных основные кости скелета передних конечностей одни и те же. Этого нельзя было бы ожидать, если бы виды создавались независимо, но это было бы вполне естественно для видов, эволюционировавших от общего предка. Дарвин обратил внимание на то, что органы животных, функционирующие у одних видов, рудиментарны у других. Так, свиньи при ходьбе опираются на два пальца, а два других у них рудиментарны и расположены на ноге достаточно высоко над землей. В своей книге «Происхождение человека» (1871) Дарвин писал: «Хорошо известно, что человек построен по тому же общему плану, что и другие млекопитающие. Все кости его скелета можно сравнить с соответствующими костями обезьяны, летучей мыши или тюленя. Это же относится и к его мышцам, нервам, кровеносной системе и внутренним органам. Мозг, наиболее важный из всех органов, подчиняется тому же правилу». Дарвин понимал, что сходство между видами вызвано иногда происхождением от общего предка, тогда как причиной различия между близкородственными видами служат адаптации к различным условиям обитания, возникшие в процессе эволюции. Сравнивая различные виды, нередко можно делать важные заключения об их биологии, и этот сравнительный подход важная часть этологии.

Во время путешествия на «Бигле» Дарвин обнаружил, что географическое распределение животных трудно объяснить, если признавать отдельные акты творения. Например, наличие подвидов или разновидностей на соседних островах легко объяснить с эволюционных позиций, но трудно понять, почему Творец создал существа, столь мало различающиеся между собой. Во время своей поездки на «Бигле» Дарвин побывал на Галапагосском архипелаге, расположенном примерно в 1000 км от западного побережья Южной Америки. В своих заметках «Пу-

тешествие на «Бигле» (1841) Дарвин писал:

«Я никогда не представлял, что острова, расположенные на расстоянии 50–60 миль друг от друга, образованные одинаковыми скалами, подверженные одинаковым климатическим влияниям, выступающие из моря на одну и ту же высоту, могут быть населены разными животными. Именно то обстоятельство, что на некоторых островах имеются свои собственные виды черепах, пересмешников, व्यюрков и многочисленных растений, причем у этих видов одинаковый облик, они занимали аналогичные ниши и, очевидно, занимали одинаковое место в природной экономике архипелага, повергло меня в изумление».

В «Происхождении видов...» (1859) Дарвин писал:

«Как это произошло на некоторых островах [Галапагосских] ..., многие иммигранты, должно быть, изменились различным образом, хотя и в незначительной степени. Мне это долго представлялось трудноразрешимой загадкой: и в значительной степени это было следствием глубоко укоренившейся ошибки считать физические условия местности наиболее важными для ее обитателей, тогда как даже не подлежит и обсуждению, что природа других обитателей, с которыми приходится конкурировать, по крайней мере так же важна, а в общем гораздо более важна для выживания... Когда в давние времена какой-либо вид-иммигрант попадал на один или несколько островов или когда впоследствии эти иммигранты расселялись от одного острова к другому, они, без сомнения, попадали в различные условия жизни на разных островах, вследствие чего им приходилось конкурировать с различными наборами живых организмов... Если затем иммигрант изменялся, естественный отбор, вероятно, благоприятствовал различным изменениям на разных островах».

Тенденция близкородственных видов расходиться по признакам, что уменьшает конкуренцию между ними, называется *смещением признаков*. Дарвиновы व्यюрки подсемейства Geospizinae, населяющие Галапагосские острова, хорошо изученный пример этого явления (см. рис. 1.4).

5.2. Частотное распределение фенотипов

Каждая особь в данной популяции любого вида характеризуется присущим

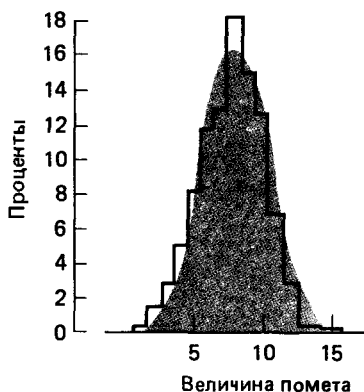


Рис. 5.2. Распределение величины помета у мышей. (По Falconer, 1960.)

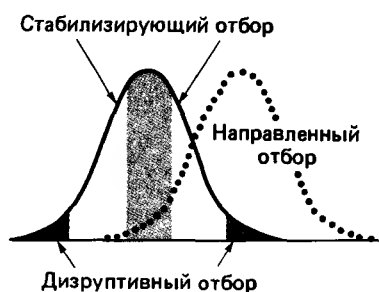


Рис. 5.3. Воздействие на нормальное популяционное распределение, оказываемое дизруптивным, направленным и стабилизирующим отбором.

только ей комплексом признаков, и можно построить графики частотного распределения этих признаков. Например, в популяции мышей величина помета может варьировать от 2 до 16 детенышей. Если мы отметим процентное соотношение каждого возможного размера помета на графике (рис. 5.2), то получим распределение частот. Если бы потомство было одинаковым и если бы у особей любого фенотипа число выживших потомков было одинаковым, тогда форма кривой частотного распределения оставалась бы неизменной из поколения в поколение. В том случае, когда изменение частотного распределения сохраняется в течение более одного поколения, можно сказать, что эволюция имеет место. Изменения могут происходить в случае, если особи, характеризующиеся одним фенотипом оставляют меньше выживших потомков, чем осо-

би, характеризующиеся другим фенотипом. У мышей с небольшой величиной помета число выживших потомков может быть таким же, как и у мышей с большими выводками. У первых может быть большее число пометов, чем у вторых, или доля выживших может быть ниже у особей с большими пометами, чем у особей с маленькими пометами. Однако изменения в условиях обитания могут благоприятствовать появлению пометов какого-то конкретного размера таким образом, что из таких пометов выживает и размножается больше мышей. В этом случае происходит эволюция размеров выводка.

Естественный отбор может по-разному действовать на распределение частот фенотипов в популяции. В результате мутаций, рекомбинаций и дрейфа генов разнообразие признаков возрастает от одного поколения к другому. Эта тенденция обычно противостоит *стабилизирующему отбору*, который работает сравнительно более жестко на границах распределения частот (рис. 5.3). Если давление отбора по-разному действует вдоль некоего фенотипического градиента, то имеет место *направленный отбор*. Это может привести к сдвигу среднего значения распределения частот или к асимметричному распределению без изменения среднего значения. Иногда возможно сильное отрицательное давление отбора по отношению к признакам, типичным для данной популяции; в этом случае отбор благоприятствует животным с отклоняющимися признаками (рис. 5.3). Этот так называемый *дизруптивный отбор* редок и приводит к бимодальному распределению частот. В некоторых случаях он может привести к разделению одного вида на два разных.

Относительное число различных генов может изменяться случайным образом от поколения к поколению и без действия естественного отбора. Этот эффект, известный как *случайный дрейф генов* (Wright, 1921), сильнее всего проявляется в небольшой популяции. На рис. 5.4 показано, как чисто случайно может элиминироваться в маленькой популяции конкретный генотип. Изменчивость, вызванная случайными отклонениями, иногда при-

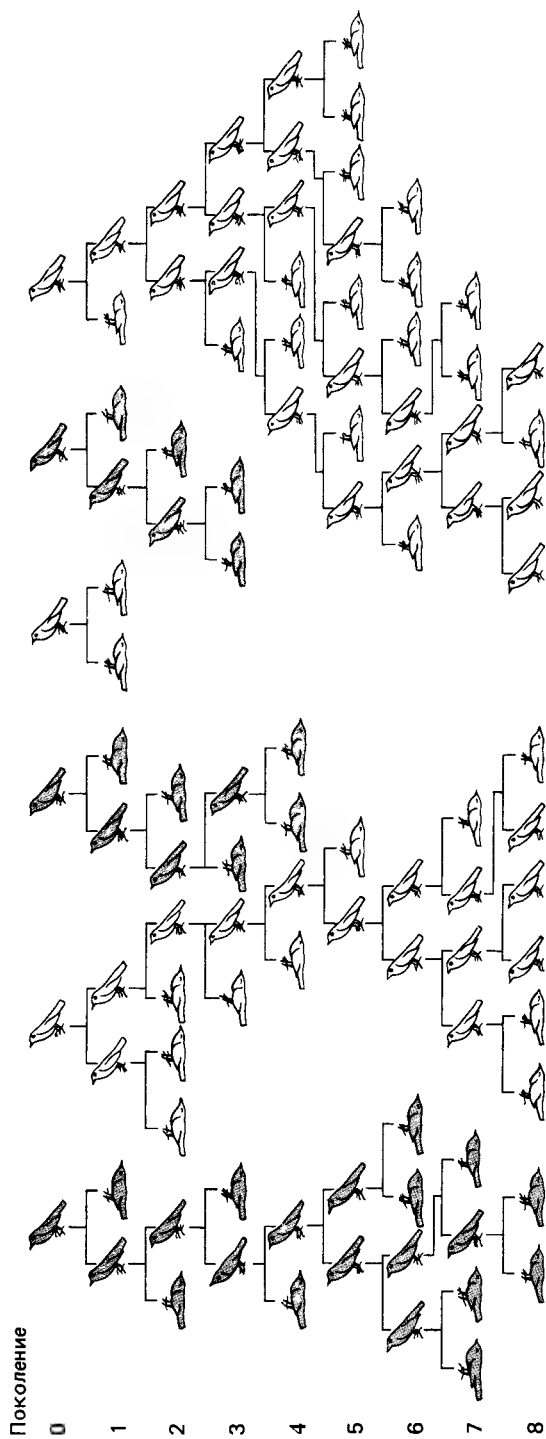
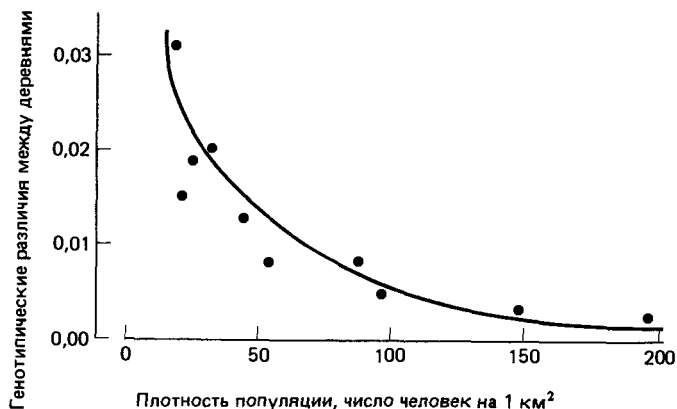


Рис. 54. Схематическое изображение дрейфа генов. В каждом поколении особь с обуславливающим серую или белую окраску генотипом производит две такие же особи. Половина молодых птиц погибает, и величина популяции остается постоянной. Однако гибель молодых птиц определяется чистой случайностью и не зависит от генотипа. Чистота каждого генотипа флуктуирует случайным образом, пока серые особи не вымирают и белые не закрепляются в популяции. (По Futuyma, 1979.)

Рис. 5.5. Генотипическая изменчивость в популяции человека как функция ее плотности. График суммирует результаты исследования, в котором итальянская провинция Парма была разделена на области, и в каждой области была измерена генотипическая изменчивость в разных деревьях. (По Cavalli-Sforza, 1967.)



водит к необычному соотношению генотипов, особенно в небольших изолированных популяциях (рис. 5.5). Например, в некоторых изолированных альпийских деревнях частота случаев альбинизма в 10 раз выше, чем обычно. Известно, что в других изолированных селениях значительно чаще встречаются цветовая слепота, некоторые типы умственной отсталости или глухонмота.

Скорость изменения частоты генов, на которую влияет естественный отбор, зависит от относительной приспособленности различных генотипов. *Относительная приспособленность* генотипа отражает различия в приспособленности между данным генотипом и другими, представленными в той же популяции. Если приспособленность генотипа с наиболее высокой скоростью увеличения частоты принять за 1,00, то относительная приспособленность другого генотипа со скоростью увеличения частоты, скажем, 85% была бы равна 0,85. Разница 0,15 называется *коэффициентом отбора*, направленного против худшего генотипа.

Коэффициенты отбора можно использовать для подсчета скорости изменения фенотипа в популяции. Интересный пример можно взять из истории одомашнивания животных около 10 000 лет назад. До появления домашних животных единственным источником молочной пищи для младенцев было грудное молоко, которое они получали в течение первых лет жизни. В желудке ребенка вырабатывается фермент лактаза, который необходим для

расщепления молочного сахара — лактозы. На более поздних стадиях онтогенеза у многих людей синтез этого фермента прекращается, и во многих современных человеческих популяциях у взрослых этот фермент отсутствует совершенно.

Если человек, у которого не вырабатывается лактаза, пьет молоко, то у него начинаются тошнота, рвота и боли в животе. Сохранение синтеза лактазы во взрослом состоянии — наследственная черта, которая, как полагают, появилась в результате мутации, выгодной в популяциях, для которых молоко постоянно входит в состав диеты. По-видимому, эта мутация была редкой до появления домашних животных, когда люди всецело жили охотой и собиранием растений. Таким образом, в некоторых популяциях частота генотипов, контролирующих переносимость лактозы, увеличилась, по-видимому, от первоначально очень низкой до современной высокой, как у жителей северной Европы и других регионов, где потребляют молоко в больших количествах.

Предположим, что время смены поколений у человека в среднем составляет 30 лет. Следовательно, с начала одомашнивания животных сменилось примерно 300 поколений. В течение этого периода доля взрослых, у которых вырабатывается лактаза, среди жителей северной Европы выросла почти от нуля до 75%. Допустим, что этот признак определяется одним геном, тогда его частота должна была возрасти от 0,001% до 50%, необходимых

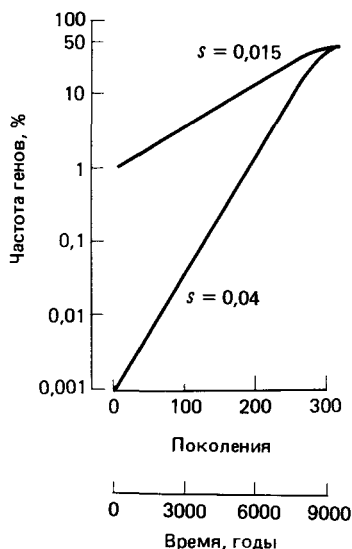


Рис. 5.6. Отбор на способность расщеплять лактозу у взрослых. Предполагая, что смена пола произошла примерно 300 поколений с тех пор, как люди стали одомашнивать коров и стала выгодной способность переваривать молоко, данную частоту гена (50%) можно объяснить величинами конкретного коэффициента отбора (s), действующего при предполагаемой исходной частоте гена. (По Bodmer, Cavalli-Sforza, 1976.)

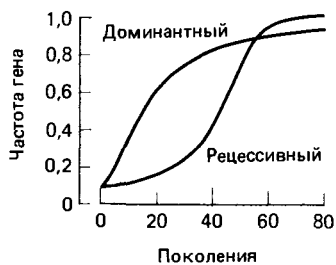


Рис. 5.7. Число редких благоприятных доминантных генов увеличивается быстрее, чем число рецессивных, однако фиксация их в популяции происходит медленнее, потому что несколько последних рецессивных генов всегда скрываются защищенными в гетерозиготном состоянии.

Для получения данной частоты генотипа в 75%. Можно рассчитать, что для получения этих изменений был бы необходим коэффициент отбора, равный 0,04. Если первоначальная частота гена, контролирующего синтез лактазы, была 1,0%, то достаточно было бы коэффициента 0,015

(рис. 5.6). Это означает, что относительно быстрые эволюционные изменения возможны, даже если разница в приспособленности между двумя аллелями меньше 5%.

Можно подсчитать (Futuyma, 1979, с. 314-316), что скорость увеличения частоты аллелей с благоприятными признаками пропорциональна коэффициенту отбора и частоте в популяции как благоприятных, так и вредных аллелей. Поэтому скорость генетических изменений высока только тогда, когда оба гена часто встречаются в популяции. Частота появления новых мутаций сначала возрастает очень медленно. Более того, полное замещение одного аллеля другим требует очень большого промежутка времени, поскольку этот процесс замедлен в начале, когда благоприятный аллель редок, и в конце, когда становится редким неблагоприятный аллель. Вредные рецессивные аллели редко полностью элиминируются естественным отбором, так как они проявляются в фенотипе только в гомозиготном состоянии. Поэтому в природных популяциях содержится много вредных рецессивных генов, которые редко проявляются и образуют своего рода генетическое хранилище.

Скорость эволюции отдельного гена зависит от его фенотипического проявления, от его частоты в популяции и коэффициента отбора. Например, частота редкого благоприятного доминантного гена возрастает гораздо более резко, чем частота редкого благоприятного рецессивного гена (рис. 5.7). Однако доминантный ген окончательно фиксируется в популяции (замещая альтернативный аллель) медленнее, чем рецессивный, так как оставшиеся немногие рецессивные аллели существуют в гетерозиготной форме и, таким образом, защищены от действия естественного отбора.

Нет ни одного вида животных, который существовал бы отдельно в отсутствие других форм жизни, а процесс адаптации одного вида может изменить условия существования других видов. Это вызывает компенсаторную адаптацию у видов, подвергшихся такому влиянию. Так, если какой-либо вид птиц адаптируется к дефи-

циту основного вида корма путем расширения диеты и включения в нее новых видов насекомых, то в условия обитания популяции этих насекомых вводится новый фактор отбора. Поскольку такие взаимосвязи можно проследить в каждой экосистеме, мы всегда должны оценивать поведение животного, учитывая комплекс экологических взаимоотношений.

5.3. Экология и поведение

При изучении поведения животных в природных условиях важно понимать влияние последствий поведения на способность животного к выживанию. Последствия конкретного вида деятельности зависят в основном от непосредственных условий обитания животных. В условиях, к которым животное хорошо адаптировано, последствия того или иного вида деятельности могут быть полезными. Та же деятельность, осуществляемая в других условиях, может быть вредной. Чтобы представить, как в процессе эволюции сформировалось поведение животных, нам надо понять адаптацию животных к окружающей среде.

Экология - это отрасль естествознания, которая изучает взаимосвязи животных и растений с окружающей их природной средой. Она имеет отношение ко всем аспектам этих взаимосвязей, в том числе к потокам энергии через экосистемы, физиологии животных и растений, структуре популяций животных и их поведению и т.д. Помимо получения точных знаний о конкретных животных эколог стремится понять общие принципы экологической организации, и здесь мы рассмотрим некоторые из них.

В процессе эволюции животные адаптируются к конкретным условиям окружающей среды, или *местообитанию*. Местообитания обычно характеризуют, описывая их физические и химические признаки. Тип растительных сообществ зависит от физических свойств среды, таких, как почва и климат. Растительные сообщества обеспечивают разнообразие возможных местообитаний, которые используются животными. Ассоциация растений и животных в совокупности с конкретными

условиями природного местообитания образует *экосистему*. На земном шаре насчитывают 10 основных типов экосистем, называемых *биомами*. На рис. 5.8 показано распределение главных наземных биомов мира. Существуют также морские и пресноводные биомы. Например, такой биом, как саванны, занимает большие области Африки, Южной Америки и Австралии и представляет собой травянистые равнины с редко растущими на них деревьями в тропических и субтропических областях земного шара. Для саванн типично наличие сезона дождей. На верхнем конце диапазона распределения осадков саванна постепенно сменяется тропическими лесами, а на нижнем конце - пустынями. В африканской саванне преобладают акации, в южно-американской - пальмы, а в австралийской - эвкалипты. Характерной чертой африканской саванны является большое разнообразие растительноядных копытных, которые обеспечивают существование разнообразных хищников. В Южной Америке и Австралии те же самые ниши заняты другими видами.

Совокупность животных и растений, населяющих конкретное местообитание, называется *сообществом*. Виды, образующие сообщество, делятся на продуценты, консументы и редуценты. *Продуценты* - это зеленые растения, которые улавливают солнечную энергию и превращают ее в химическую. *Консументы* - это животные, которые поедают растения или травоядных животных и таким образом косвенно в энергетическом отношении зависят от растений. *Редуценты* - это обычно грибы и бактерии, разлагающие отмершие остатки животных и растений до веществ, которые снова могут использоваться растениями.

Ниша - это роль животного в сообществе, определяемая его взаимосвязями как с другими организмами, так и с физическим окружением. Так, травоядные животные обычно питаются растениями, а травоядных животных в свою очередь поедают хищники. Виды, занимающие данную нишу, различны в разных частях земного шара. Например, нишу мелких растительноядных в зонах умеренного климата в

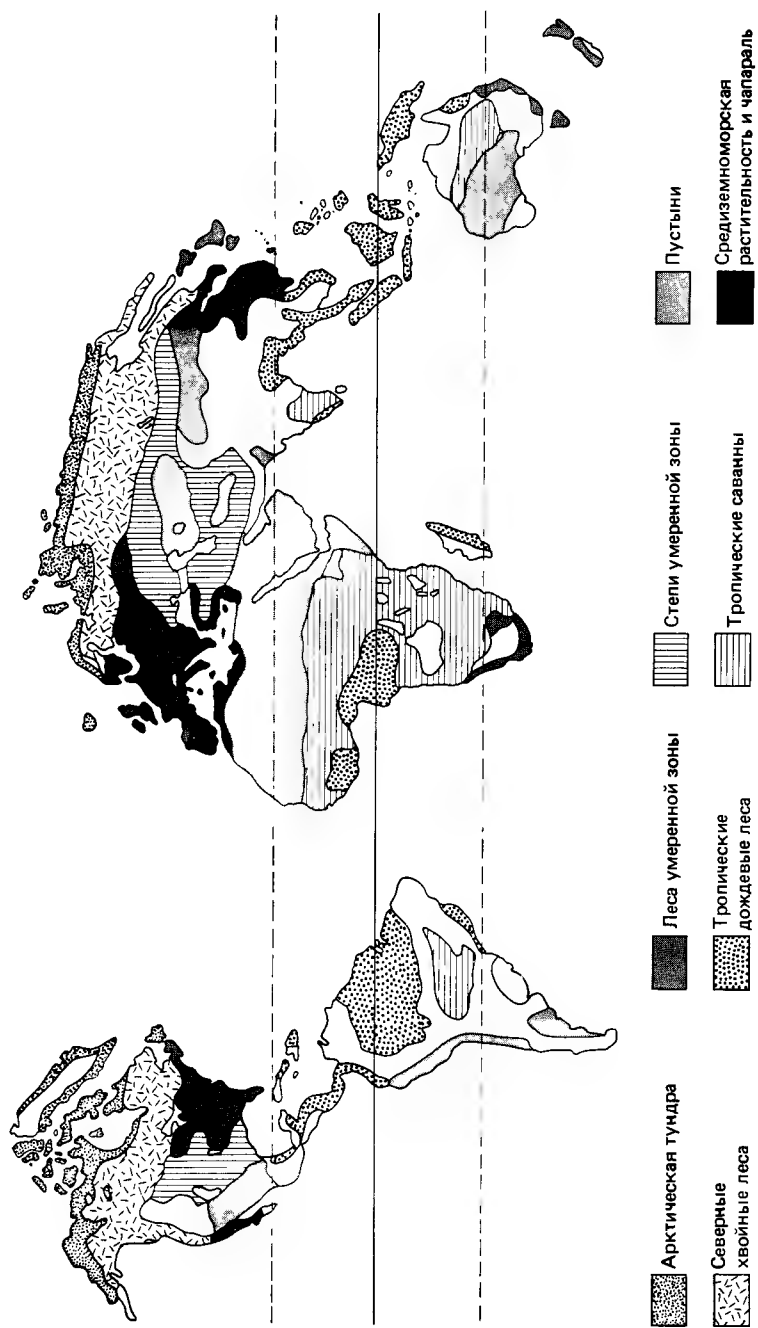


Рис. 5.8. Распределение основных наземных биомов мира.

Северном полушарии занимают кролики и зайцы, в Южной Америке – агути и вискаши, в Африке – даманы и белоногие хомячки, а в Австралии – валлаби.

В 1917 г. американский эколог Гриннелл (Grinnell) впервые выдвинул теорию ниш, основываясь на исследовании калифорнийского пересмешника (*Toxostoma redivivum*) – птицы, которая гнездится в густой листве на высоте одного-двух метров над землей. Местоположение гнезда – это одна из характеристик, с помощью которой можно описать нишу животного. В горных областях необходимая для гнездования растительность имеется только в экологическом сообществе, называемом чапараль. Местообитание пересмешника, описываемое физическими характеристиками окружающей среды, определяется частично и реакцией популяции пересмешника на ситуацию, складывающуюся в нише. Так, если высота гнезда над землей – решающий фактор спасения от хищников, то в популяции будет наблюдаться сильная конкуренция за места для гнезд на оптимальной высоте. Если же этот фактор был бы не столь решающим, то большее число особей смогли бы строить гнезда в других местах. На условия обитания в данной нише воздействует также и конкуренция со стороны других видов за места для гнезд, пищу и пр. Местообитание калифорнийского пересмешника определяется частично ситуацией с нишами, распределением других кустарниковых видов, характерных для чапаралья, и плотностью популяции самого пересмешника. Ясно, что если плотность его невелика, птицы гнездятся только в наилучших местах, и это оказывает влияние на местообитание вида. Таким образом, суммарные взаимосвязи пересмешника с условиями местообитания, которое часто обозначается термином *экотон*, являются результатом сложных взаимодействий характерных особенностей ниши, местообитания и популяции.

Если животные разных видов используют одни и те же ресурсы, характеризуются некоторыми общими предпочтениями или пределами устойчивости, то мы говорим о перекрывании ниш (рис. 5.9). Перекрывание ниш приводит к конкуренции,



Рис. 5.9. Перекрывание ниш. Приспособленность животного часто можно представить в виде колоколообразной кривой вдоль какого-либо градиента среды, такого, как, например, температура. Перекрывание ниш (заштрихованная область) имеет место в части градиента, занимаемой представителями разных видов.

особенно когда ресурсы недостаточны. Принцип конкурентного исключения гласит, что два вида с одинаковыми нишами не могут существовать в одном месте в одно и то же время при ограниченных ресурсах. Из этого следует вывод, что если два вида сосуществуют, то между ними должны быть экологические различия.

В качестве примера рассмотрим взаимоотношение ниш у группы видов птиц, «обирающих листья», которые питаются на дубах гористого побережья в центральной Калифорнии (Root, 1967). Эту группу, называемую гильдией, составляют виды, которые используют одни и те же природные ресурсы одинаковым образом. Ниши этих видов в значительной степени перекрываются, и поэтому они конкурируют друг с другом. Преимущество концепции гильдии состоит в том, что в данном случае анализируются все конкурирующие виды данного участка независимо от их таксономического положения. Если рассматривать диету этой гильдии птиц как элемент их среды обитания, то следует сказать, что большая часть этой диеты должна состоять из членистоногих, собираемых с листьев. Это произвольная классификация, поскольку любой вид может быть членом более чем одной гильдии. Например, равнинная синица (*Parus inornatus*) относится к гильдии птиц, обирающих листья, на основе ее пищедобывательного поведения; кроме того, она является также членом гильдии птиц, гнездящихся в дуплах в силу гнездовых требований.

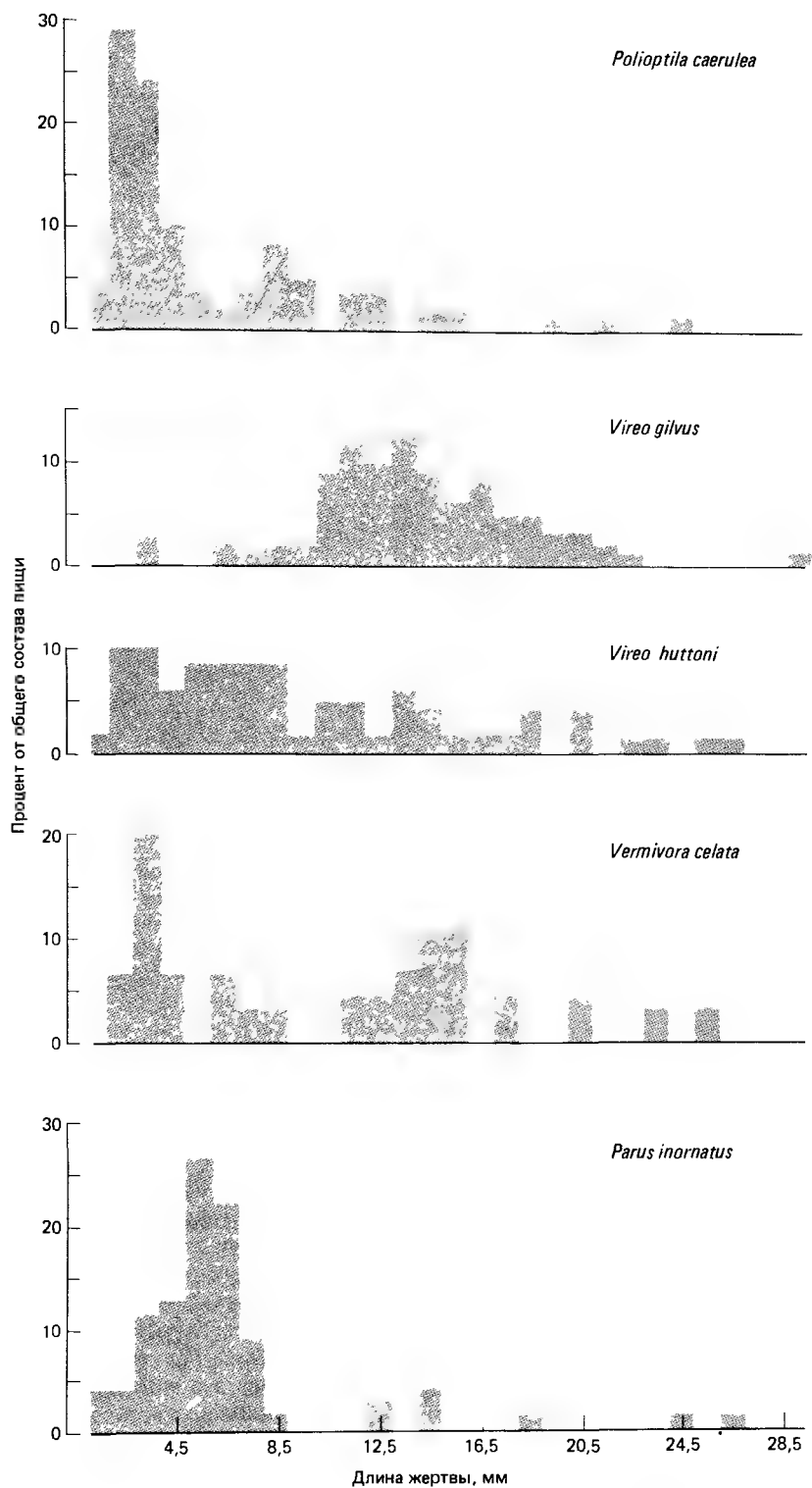


Рис. 5.10. Распределение размеров жертв, сохранившихся целиком в желудках облетающих птиц. (По Root, 1967.)

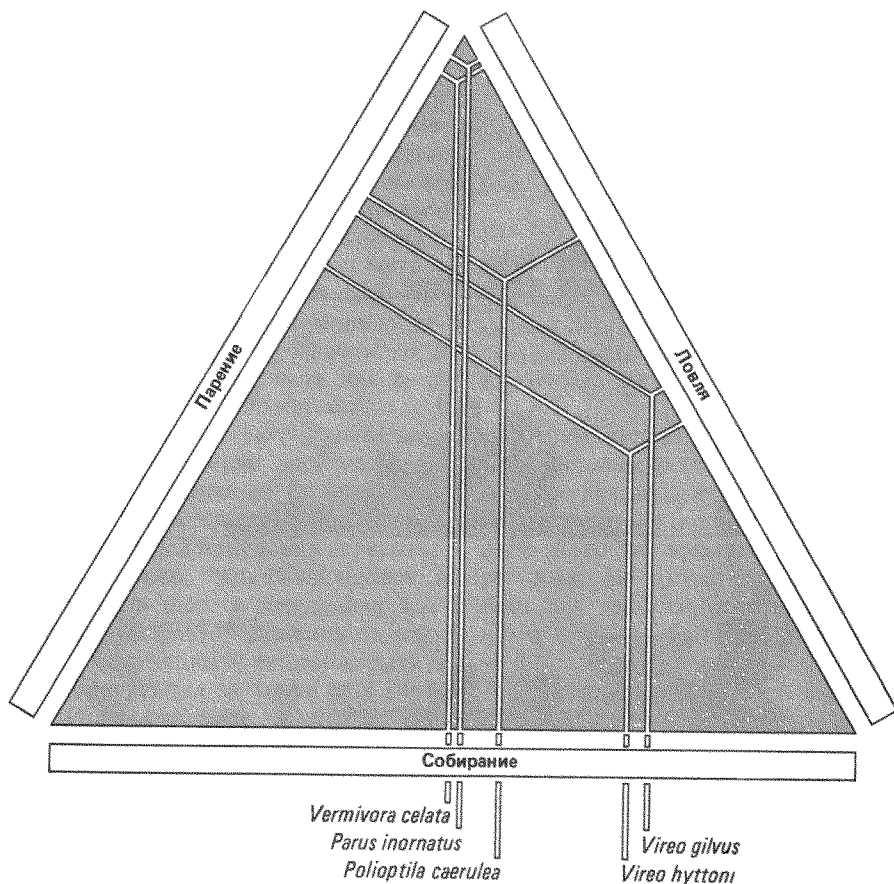


Рис. 5.11. Три типа пищедобывательного поведения у птиц, обирающих листья, представлены как три стороны треугольника. Длина линии, перпендикулярной к стороне треугольника, пропорциональна количеству времени, затраченному на это поведение. Сумма всех трех линий для каждого вида равна 100%. (По Root, 1967.)

Хотя в данном случае пять видов птиц питаются насекомыми, каждый вид ловит насекомых, отличающихся по размерам и таксономическому положению. Таксономические категории насекомых, поедаемых этими пятью видами, перекрываются, однако каждый вид специализируется на определенном таксоне. Точно так же на рис. 5.10 показано, что размеры жертв полностью перекрываются, но средние значения и дисперсии у них разные, по крайней мере в некоторых случаях. Рут (Root, 1967) обнаружил также, что для птиц этих видов характерны три типа пищедобывательного поведения: 1) собирание насекомых с поверхности листьев, когда птица передвигается по твердому

субстрату; 2) собирание насекомых с поверхности листьев парящей птицей; 3) ловля летающих насекомых. Доля времени, которая затрачивается каждым видом на тот или иной способ добывания пищи, показана на рис. 5.11. Этот пример отчетливо демонстрирует процесс экологической специализации в поведении. Поведение каждого вида влияет на поведение других видов таким образом, что у членов этой гильдии развиваются все возможные типы пищедобывательного поведения и используются все виды жертвы.

Конкуренция часто приводит к доминированию одного вида; это выражается в том, что доминантные виды имеют преимущество в использовании таких ресур-

сов. как пища, пространство и убежища (Miller, 1967; Morse, 1971). Исходя из теории, следует ожидать, что вид, который становится в подчиненное положение по отношению к другому виду, должен был бы изменить использование ресурсов таким образом, чтобы уменьшить перекрытие с доминантным видом. Обычно при этом субординантный вид уменьшает использование некоторых ресурсов, уменьшая таким образом ширину ниши. В некоторых случаях субординантный вид может расширить нишу, включив неиспользовавшиеся ранее ресурсы либо путем подчинения других видов в смежных нишах, либо путем более полного использования фундаментальной ниши.

Если субординантный вид и выживает в конкуренции с доминантным видом, значит, его основная ниша шире, чем ниша доминантного вида. Такие случаи отмечены у пчел и черных дроздов нового света (Orians, Willson, 1964). Поскольку приоритет в использовании ресурсов принадлежит доминантным видам, субординантные виды могут быть исключены из пространства ниши, когда ресурсы ограничены, количество их непредсказуемо, а поиски пищи требуют значительных усилий; и все это значительно снижает приспособленность субординантного вида в области перекрытия. В таких случаях можно ожидать, что субординантные виды будут подвергаться значительному давлению отбора и изменят свои фундаментальные ниши либо путем специализации, либо выработав устойчивость к более широкому диапазону физических условий среды обитания.

5.4. Адаптивность поведения

Натуралисты и этологи обнаружили многочисленные примеры удивительных способов, которыми животные оказываются в совершенстве приспособленными к условиям среды обитания. Трудность в объяснении такого рода поведения животных состоит в том, что оно кажется убедительным только потому, что различные детали и наблюдения слишком хорошо увязываются друг с другом; иными словами, хорошая история может показаться

убедительной просто потому, что это хорошая история. Это не означает, что хорошая история не может быть правдивой. В любом правильном объяснении поведенческой адаптации разнообразные детали и наблюдения и в самом деле должны быть подогнаны друг к другу. Проблема заключается в том, что биологи, как ученые, должны оценивать *данные*, а хорошее описание - не всегда хорошие *данные*. Как и в суде, данные должны быть более чем обстоятельными и должны нести в себе некоторые элементы независимого подтверждения.

Один из способов получить данные, свидетельствующие об адаптивности поведения, - сравнить родственные виды, которые занимают различные местообитания. Классический пример такого подхода - работа Эстер Каллен (Ester Cullen, 1957) по сравнению особенностей гнездования у гнездящейся на скалах моевки (*Rissa tridactyla*) и у гнездящихся на земле чаек, таких, как обыкновенная (*Larus ridibundus*) и серебристая (*Larus argentatus*). Моевка гнездится на скальных уступах, недоступных для хищников, и, по-видимому, эволюционировала от гнездящихся на земле чаек в результате давления хищников. Моевки унаследовали некоторые черты чаек, гнездящихся на земле, такие, как частично маскировочная окраска яиц. Яйца птиц, гнездящихся на земле, обычно хорошо маскируются для защиты от хищников, но у моевок окраска яиц не может выполнять такую функцию, поскольку каждое гнездо отмечено бросающимся в глаза белым пометом. Взрослые и молодые чайки, гнездящиеся на земле, аккуратны и избегают дефекации вблизи гнезда, чтобы не показывать его местонахождение. Таким образом, представляется наиболее вероятным, что маскировочная окраска яиц моевок свидетельство того, что их предки гнездились на земле.

Каллен (Cullen, 1957) изучила размножающуюся колонию моевок на Фарнских островах недалеко от восточного побережья Соединенного Королевства, где они гнездятся на очень узких уступах скал. Она установила, что на их яйца не нападают ни наземные животные, такие, как крысы, ни птицы, такие, как серебрис-

Рис. 5.12. Красноногие говорушки (*Rissa brevirostris*), гнездящиеся на скальных выступах островов Прибылова в Беринговом море. (Фотография Ronald Squibb.) Отметьте ограниченную форму схватки. Сравните с гнездом серебристой чайки (рис. 1.2).



тые чайки, которые часто хищничают на яйцах птиц, гнездящихся на земле. Моевки питаются в основном рыбой и не пожирают яйца и птенцов из соседних гнезд, как это часто делают чайки, гнездящиеся на земле. Моевки, по-видимому, уже утратили большую часть адаптаций, защищающих других чаек от хищников. Например, они не только не маскируют гнездо, — они также редко издают крики тревоги и не нападают всем скопом на хищников.

У моевок много специальных адаптаций к гнездованию на скалах. У них легкое тело и сильные пальцы и когти, которые позволяют цепляться за уступы, слишком маленькие для других чаек. В сравнении с чайками, гнездящимися на земле, у взрослых моевок есть ряд поведенческих адаптаций к скальному местобитанию. Их поведение при драках ограничено строгими рамками стереотипа в сравнении с родственниками, гнездящимися на земле (рис. 5.12). Они строят довольно искусные чашеобразные гнезда, используя для этого ветки и ил, тогда как гнездящиеся на земле чайки строят рудиментарные гнезда из травы или морских водорослей, не используя ил как цемент. Птенцы моевки отличаются от птенцов других чаек множеством признаков. Например, они остаются в гнезде в течение более длительного периода и проводят большую часть времени, повернувшись головой к скале. Они выхватывают отры-

гиваемую пищу прямо из глотки родителей, тогда как большинство чаек подбирают ее с земли, куда она выбрасывается взрослыми. Птенцы гнездящихся на земле чаек при испуге убегают и прячутся, а молодые моевки остаются в гнезде. Для птенцов чаек характерны криптические окраска и поведение, тогда как у птенцов моевок этого нет.

Сравнение видов может пролить свет на функциональное значение того или иного типа поведения следующими способами: когда какой-либо тип поведения наблюдается у одного вида, но не наблюдается у другого, это может быть связано с различиями в способах действия естественного отбора на эти два вида. Например, серебристые чайки удаляют яичную скорлупу вблизи гнезда, для того чтобы поддерживать маскировку гнезда, поскольку внутренняя белая поверхность яичной скорлупы хорошо заметна. Данные, поддерживающие эту гипотезу, получены при наблюдениях за моевками, которые не убирают скорлупу. Как мы уже видели, на гнезда моевок хищники не нападают и их гнезда и яйца не маскируются. Если удаление яичной скорлупы служит в основном для поддержания маскировки гнезда, тогда вряд ли мы обнаружим это у моевок. Однако, если это служит другим целям, например предупреждению болезней, тогда можно ожидать, что такое поведение будет наблюдаться у моевок. Моевки обычно содержат гнездо очень чистым и

выбрасывают из него любые посторонние предметы. Серебристые чайки обычно этого не делают.

Приведенные выше данные получают дополнительное подкрепление, если мы сможем показать, что у других родственных видов, находящихся под таким же давлением отбора, появляются сходные адаптации. Один такой пример приводит Хейлман (Hailman, 1965), изучавший гнездящуюся на скалах вилохвостую чайку (*Larus furcatus*) на Галапагосских островах. Хейлман изучал различные виды поведения, которые определяются возможностями предотвратить опасность падения со скал. Вилохвостые чайки гнездятся и не на таких крутых скалах, как моевки, и не так высоко над землей. Таким образом, можно было бы ожидать, что соответствующие адаптации вилохвостых чаек будут промежуточными между адаптациями моевок и типичных гнездящихся на земле чаек. Вилохвостые чайки подвергаются более частым нападениям хищников, чем моевки, и Хейлман обнаружил некоторые черты поведения, которые, очевидно, определяются этим различием. Например, как упоминалось выше, птенцы моевок испражняются на край гнезда, таким образом делая его весьма заметным. Птенцы же вилохвостой чайки испражняются за кромкой этого края. Он установил, что по ряду признаков, также связанных с интенсивностью хищничества, вилохвостые чайки занимают промежуточное положение между моевками и другими чайками. Таким образом Хейлман оценил те поведенческие признаки вилохвостых чаек, которые являются адаптациями к наличию имеющегося пространства для гнездования и наличию мест для гнезд и гнездового материала. Затем он решил оценить данные, на которых была основана гипотеза Каллен (Cullen, 1957) о том, что характерные черты моевок — это результат давления отбора, сопровождающего гнездование на скалах. Он выбрал 30 признаков вилохвостой чайки и разделил их на три группы в зависимости от степени сходства с поведением моевок. Взятое в целом, это сравнение подтверждает гипотезу Каллен, что особые черты моевок — это результат

действия отбора, который сопровождает гнездование на скалах.

Работа Крука (Crook, 1964) на почти 90 видах ткачиков (Ploceinae) — другой пример такого сравнительного подхода. Эти маленькие птицы распространены по всей Азии и Африке. Несмотря на внешнее сходство, различные виды ткачиков заметно различаются по социальной организации. Некоторые из них защищают большую территорию, на которой строят замаскированные гнезда, тогда как другие гнездятся колониями, в которых гнезда хорошо заметны. Крук обнаружил, что виды, живущие в лесах, ведут одиночный образ жизни, питаются насекомыми, гнезда маскируют на большой охраняемой территории. Они моногамны, половой диморфизм выражен слабо. Виды, обитающие в саванне, обычно семеноядны, живут группами, гнездятся колонияльно. Они полигамны, причем самцы окрашены ярко, а самки — тускло.

Крук считал, что, поскольку пищу в лесу трудно найти, необходимо, чтобы оба родителя выкармливали птенцов, а для этого родители должны держаться вместе на протяжении сезона размножения. Плотность насекомых, которыми питаются лесные птицы, невелика, поэтому пара птиц должна защищать большую территорию, чтобы обеспечить соответствующее снабжение птенцов пищей. Гнезда хорошо замаскированы, а взрослые птицы тускло окрашены, чтобы во время их посещения гнезда хищники не могли раскрыть его местонахождение.

В саванне семян может быть много в одних местах и мало в других, что является примером пятнистого распределения пищи. Отыскивание пищи в таких условиях более эффективно, если птицы образуют группы, чтобы вести поиски в широкой области. Места для гнездования, защищенные от хищников, в саванне редки, поэтому множество птиц гнездится на одном дереве. Гнезда объемистые, чтобы обеспечить защиту от солнечного тепла, поэтому колонии хорошо заметны. Для защиты от хищников гнезда обычно строят высоко на колючих акациях или других подобных деревьях (рис. 5.13). Самка сама в состоянии прокормить потомство,



Рис. 5.13. Колония ткачиков *Ploceus cucullatus*. Обратите внимание на то, что большое число гнезд относительно недоступно для хищников. (Фотография Nicholas Collias.)

поскольку пищи сравнительно много. Самец почти не участвует в этом и ухаживает за другими самками. Самцы конкурируют за места для гнезд внутри колонии, и преуспевшие в этом могут каждый привлечь нескольких самок, в то время как другие самцы остаются холостыми. В колониальном поселении ткачиков (*Textor cucullatus*), например, самцы воруют друг у друга гнездовой материал. Поэтому они вынуждены постоянно находиться около гнезда, чтобы охранять его. Для привлечения самок самец устраивает сложное «представление», свешиваясь из гнезда. Если самец добивается успеха в ухаживании, самка входит в гнездо. Такое привлечение внимания к гнезду типично для колониальных ткачиков. Совсем по-другому проходит ритуал ухаживания у видов птиц, живущих в лесу, у которых самец выбирает самку, ухаживает за ней на заметном расстоянии от гнезда и затем ведет к гнезду.

Сравнительный подход оказался плодотворным методом при изучении взаимосвязи между поведением и экологией. С

помощью этого метода изучались птицы (Lack, 1968), копытные (Jarman, 1974) и приматы (Crook, Gartlan, 1966; Clutton-Brock, Harvey, 1977). Некоторые авторы (Clutton-Brock, Harvey, 1977; Krebs, Davies, 1981) высказывают критические замечания в адрес сравнительного подхода, тем не менее он предоставляет удовлетворительные данные, касающиеся эволюционных аспектов поведения при условии, что приняты соответствующие меры, чтобы избежать подмены понятий и замыкающихся друг на друга доказательств. Хейлман (Hailman, 1965) считает сравнительный метод подходящим только в тех случаях, когда сравнение двух популяций животных позволяет сделать выводы относительно третьей популяции, которая еще не изучена к тому времени, когда эти выводы формулируются. В этом случае гипотезу, сформулированную в результате сравнительного исследования, можно проверить независимо без использования данных, полученных в результате этого исследования. Нетрудно понять, что если взаимосвязанные различия в поведении и

экологии существуют между двумя популяциями, то этого еще недостаточно, чтобы говорить о том, что в данных признаках отражается давление отбора, возникающее в результате различий в условиях обитания этих двух популяций. Различий,

возникающих вследствие смешения переменных или вследствие сравнения несоответствующих таксономических уровней, можно избежать тщательным статистическим анализом (Clutton-Brock, Harvey, 1979; Krebs, Davies, 1981).

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Доказательства эволюции путем естественного отбора можно получить, сравнивая современные виды друг с другом и с их ископаемыми предками, а также изучая последствия географической изоляции. Мы располагаем несколькими примерами естественного отбора, идущего в настоящее время.
2. Частоты распределения фенотипов могут меняться в результате давления отбора, и скорость этого изменения зависит частично от генетической структуры популяции, а частично от проявления данного признака в фенотипе.
3. Основные типы взаимодействия между животными различных видов – хищничество и конкуренция. Для того чтобы добывать пищу, каждый вид занимает особую нишу. Виды со сходными нишами в одних местообитаниях конкурируют в борьбе за пищу и могут конкурировать также в борьбе за другие ресурсы, такие, как места для гнезд. Два вида не могут занимать одну и ту же нишу в одном и том же местообитании.
4. Сравнение близкородственных видов, живущих в различных местообитаниях, часто может выявить такие аспекты поведения, которые особенно важны в приспособлении животного к условиям окружающей среды.

Рекомендуемая литература

- Futuyma D.J.* (1979) *Evolutionary Biology*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Dawkins R.* (1976). *The Selfish Gene*, Oxford University Press, Oxford.

6. Стоимость выживания и приспособленность

В гл. 5 мы видели, что значение наследуемых признаков для выживания особей в популяции зависит от величины вклада, который эти признаки вносят в успех размножения, частично зависящий от давлений отбора, всегда действующих в окружающей среде. Некоторые свойства окружающей среды могут уменьшить успех размножения и даже вызвать гибель родителей вследствие голода, хищничества и др.; могут привести к неудаче в размножении в результате конкуренции за партнера или места для гнездования; могут не дать возможность молодняку вырасти из-за отсутствия родительской заботы, пищи или защиты от хищников.

При изучении путей, посредством которых поведенческие или морфологические признаки влияют на успех выживания или размножения, мы рассматриваем животных как системы, предназначенные благодаря естественному отбору для выполнения определенных функций. В повседневном языке словом «функция» обозначают работу, которую кому-то или чему-то предписывается выполнять. Так, функция велосипеда – перевозить человека из одного места в другое. Биолог использует слово «функция» в несколько ином смысле. Строго говоря, как мы потом увидим, функция признака – увеличивать посредством естественного отбора генетический вклад в будущие поколения.

Однако биологи используют слово функция также и в менее строгом смысле, чтобы показать роль признака в успехе выживания и размножения отдельного животного. Например, биолог мог бы сказать, что функция инкубационного поведения птиц – держать яйца теплыми до момента вылупления птенцов. Скрытый

смысл такого утверждения состоит в том, что птицы, не насиживающие соответствующим образом, имеют низкие шансы на успешное размножение, т.е. что инкубационное поведение эволюционировало посредством естественного отбора, чтобы обеспечить вылупление птенцов. Мы пользуемся такой же логикой в обычной речи, когда говорим, что функция велосипеда – перевозка людей или что велосипед предназначен для перевозки людей.

Представление, что функция инкубационного поведения – сохранять яйца теплыми – это только одно из ряда возможных. В некоторых случаях инкубационное поведение служит для затенения яиц от горячего солнца или для защиты их от хищников (Drent, 1970). Кроме того, возникает также вопрос стоимости и выгод инкубационного поведения: если выгоды подразумевают поддержание правильной температуры яиц и защиту их от хищников, то насиживающей птице приходится платить за это своей собственной уязвимостью для хищников и утратой возможности питаться в это время. К тому же существуют и другие последствия насиживания, которые могут влиять на успех выживания и размножения: яйца сохраняются сухими, и насиживающая птица удерживает за собой данную территорию.

Однако здесь мы ограничимся рассмотрением более простых способов анализа роли поведения в выживании животных.

6.1. Экспериментальный анализ стоимости выживания

Мы уже видели, что естественный отбор действует на фенотип особи и что

эффективность естественного отбора в изменении природы популяции зависит от степени, в которой осуществляется генотипический контроль фенотипических признаков. Иными словами, эффективность естественного отбора зависит от генотипического влияния, которое отдельная особь может оказывать на популяцию в целом. Очевидно, что особь, которая не оставит потомков, не окажет генотипического влияния, как бы велика ни была ее способность к выживанию. Эволюционные биологи различают два аспекта стоимости, или цены, выживания. Во-первых, можно оценить стоимость выживания любой конкретной особи, как показано в гл. 24. Так, об особи с ценными для выживания признаками говорят, что она хорошо адаптирована к условиям обитания, в которых эффективно добывает пищу, избегает хищников и т. д. Во-вторых, значение признака для выживания внутри популяции зависит от того, насколько большой вклад вносит данный признак в успех размножения.

Термин *стоимость выживания* сходен с термином *приспособленность*. Приспособленность — это мера способности генетического материала сохранять себя в процессе эволюции. Это зависит не только от способности животного к выживанию, но также и от скорости размножения и жизнеспособности потомства. В этой книге мы используем термин «стоимость выживания» в применении к выживанию особи, а термин «приспособленность» — для обозначения долговременного успеха размножения.

Оценка значения поведенческих признаков для выживания в какой-то степени конъюнктурна, поскольку мы не располагаем прямым методом измерения давления отбора в прошлом. Как мы уже видели, одной из трудностей при толковании результатов сравнительных исследований является то, что причиной различий между видами послужили события, происшедшие очень давно. Однако мы можем ставить перед собой вопросы о современном давлении отбора, и один из путей делать это — проведение экспериментов.

Классическим примером такого экспе-

риментального подхода является исследование, проведенное Тинбергеном и его коллегами (Tinbergen et al., 1962) по удалению яичной скорлупы обыкновенной чайкой *Larus ridibundus*. Многие птицы после вылупления птенца избавляются от пустой яичной скорлупы. Это осуществляется разнообразными способами, но обычно скорлупа либо давится и втаптывается в гнездо или поедается родителями, либо подбирается и уносится прочь (Thompson, 1942). Обыкновенная чайка подбирает скорлупу клювом, затем, пролетев некоторое расстояние, выбрасывает ее; обычно это происходит в течение нескольких часов после вылупления. Хотя удаление скорлупы занимает всего лишь несколько минут, на это время чайка оставляет гнездо незащищенным и птенцы становятся доступны хищникам. Поэтому удаление скорлупы из гнезда, очевидно, должно нести в себе значительную ценность для выживания, раз родители идут на такой риск.

Тинберген и его коллеги рассмотрели с различных сторон возможную пользу, которую могли получить чайки в результате удаления яичной скорлупы. Например, острые края скорлупы могут поранить птенцов, скорлупа может облепить непроклевывшиеся яйца и заключить таким образом птенцов в ловушку, скорлупа может быть помехой для насиживания, внутренняя сторона скорлупы может стать субстратом для размножения болезнетворных организмов, а ее белизна может привлечь внимание хищников.

Результаты предварительной работы дали исследователям несколько ключей. Во-первых, обыкновенные чайки удаляют из гнезда не только яичную скорлупу, но и многие другие предметы такого же размера, даже те, которые не напоминают скорлупу ни в каком отношении, т. е. практически любые посторонние предметы. Во-вторых, эта тенденция имеет место не только во время вылупления птенцов, но также и на протяжении ряда недель до и после него. Следовательно, вряд ли эта реакция связана с ранением или болезнью только что вылупившихся птенцов. В-третьих, моевки, как мы уже видели, никогда не удаляют из гнезда яичную



Рис. 6.1. Обыкновенная чайка (*Larus ridibundus*), удаляющая скорлупу из гнезда. (Фотография Niko Tinbergen.)

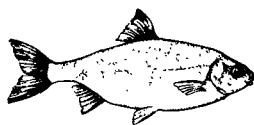
скорлупу. Все вместе эти наблюдения позволяют предположить, что основная функция удаления яичной скорлупы из гнезда обыкновенной чайки – это защита от хищников посредством сохранения маскировки гнезда. Гнезда моевок недоступны для хищников, но они, по-видимому, удаляли бы яичную скорлупу, если бы она могла поранить птенцов. У обыкновенной чайки эта реакция проявляется задолго до и после вылупления птенцов, что имеет смысл для защиты от хищников, а не для поведения, непосредственно связанного со здоровьем птенцов.

Для проверки гипотезы, согласно которой удаление яичной скорлупы способствует сохранению маскировки гнезда, Тинберген и его коллеги провели серию экспериментов. Они выкладывали яйца россыпью (метрах в 20 друг от друга) на земле недалеко от колонии чаек. Это место выбрали, чтобы избежать искажения

результатов, вызванного защитным поведением чаек. В некоторых экспериментах выкладываемые куриные яйца окрашивали как яйца чаек. В других случаях выкладываемые яйца чаек маскировали кусочками растений (возле некоторых клали скорлупу яиц) или окрашивали в белый цвет. После выкладывания яиц вели наблюдение из укрытия и подсчитывали число яиц, обнаруженных и унесенных типичными гнездовыми хищниками, такими, как черная ворона (*Corvus corone*) и серебристая чайка (*Larus argentatus*). Результаты показали, что нормальные куриные яйца обнаруживали гораздо чаще, чем искусственно замаскированные куриные яйца. Точно так же яйца обыкновенной чайки, окрашенные в белый цвет, оказались более уязвимыми, чем неокрашенные яйца обыкновенной чайки. Яйца с помещенной рядом яичной скорлупой также были гораздо более уязвимыми для



Трехиглая колюшка



Плотва



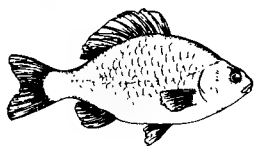
Десятииглая колюшка



Красноперка



Гольян



Серебряный карась

Рис. 6.2. Рыбы, использованные в экспериментах, когда щуке предлагали разные типы жертвы. (По Hoogland et al., 1957.)

хищников, нежели яйца, не отмеченные таким образом.

Тинберген и его коллеги обнаружили также, что черная ворона быстро приучается ассоциировать разбитую яичную скорлупу с наличием яиц. Сначала они показали, что вороны не обращают внимания на пустую яичную скорлупу, положенную отдельно. Затем они клали яичную скорлупу рядом с настоящими яйцами, и некоторые из них похищали вороны. Когда впоследствии яичную скорлупу выкладывали отдельно, вороны уделяли ей особое внимание и тщательно обследовали все поблизости. В общем, результаты экспериментов достаточно убедительно свидетельствуют о том, что наличие разбитой яичной скорлупы вблизи гнезда обыкновенной чайки делает это гнездо более уязвимым для хищников, так как в этом случае его легко заметить с воздуха. Кроме того, если гнезда легко обнаружить по разбитой яичной скорлупе, то вороны и другие хищники вскоре начинают использовать ее как ключ для поиска яиц или птенцов. Интересно, однако, что чайки не выбрасывают скорлупу немедленно, а ожидают около часа, прежде чем сделать это. Тинберген предположил, что эта отсрочка дает птенцам время обсохнуть. После этого они становятся более крепкими, лучше замаскированными, и хищнику их гораздо труднее проглотить.

Экспериментальный подход к анализу значения признаков для выживания мож-

но комбинировать со *сравнительным подходом*, как, например, в исследовании функции игл у колюшек, проведенном Тинбергеном и его коллегами (Tinbergen et al., 1957). В пресных водах Европы обитают два вида колюшек: трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus*) и десятииглая колюшка (*Pygosteus pungitius*); их могут поедать окунь (*Perca fluviatilis*) и щука (*Esox lucius*). Полагают, что иглы колюшек обеспечивают им некоторую защиту от хищников, и чтобы проверить это, Тинберген и его коллеги провели эксперименты, в которых сравнивали колюшек с рыбами таких же размеров, но без колючек, такими, как гольян (*Phoxinus phoxinus*), плотва (*Rutilus rutilus*), красноперка (*Scardinius erythrophthalmus*) и серебряный карась (*Carassius carassius*) (рис. 6.2).

Эксперименты, проводимые в большом аквариуме, включали наблюдения за хищным поведением окуня и щуки и реакциями жертвы. Исследователи наблюдали, что щука и окунь обычно пытаются схватить свою жертву за голову, но это им не всегда удается. Они без труда заглатывали хвостом вперед гольянов, но не могли таким способом справиться с колюшкой и обычно выплевывали ее, но тотчас же опять пытались схватить. Атакованные колюшки растопыривали колючки и старались держаться головой в сторону от хищника. Некоторым колюшкам, уже схваченным, удавалось вырваться, осо-

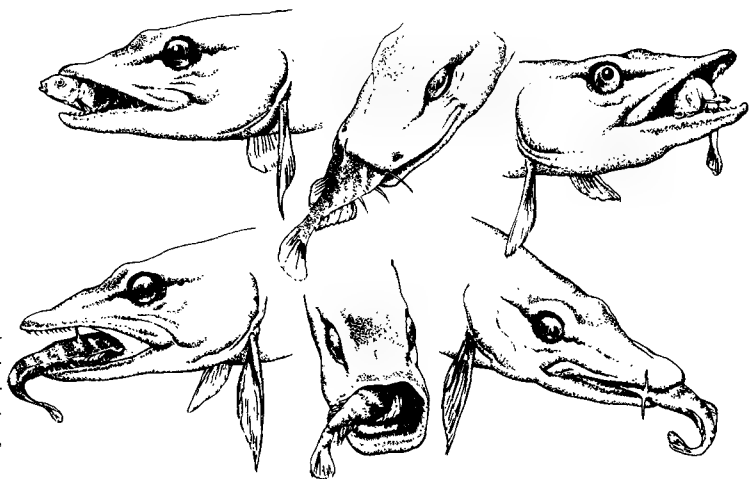


Рис. 6.3. Рисунки, сделанные по фильму, показывают разнообразие положений колюшки во рту щуки. (По Hoogland и др., 1957.)

бенно если хищник пытался манипулировать жертвой для того, чтобы заглотить ее головой вперед (рис. 6.3).

В смешанной стае из голянов и колюшек и щука, и окунь чаще поедали голянов (рис. 6.4), что частично объяснялось более частым нападением хищников на жертвы без игл, а частично тем, что часть колюшек после поимки выплевывалась или им удавалось вырваться. Трехиглые колюшки выживали чаще, чем десятииглые (рис. 6.5), в основном из-за того, что их иглы гораздо больше.

В некоторых опытах окуню и щуке предлагали колюшек с обрезанными иглами. Такие рыбки выживали гораздо менее успешно, чем интактные колюшки. Это подкрепляет основной вывод, вытекающий из проведенных экспериментов, что иглы колюшек действительно обеспечивают некоторую защиту от хищников. Различия между трехиглой и десятииглой колюшками велики, и эти эксперименты показали, что трехиглые колюшки выживают больше, чем десятииглые. Как же тогда десятииглые колюшки или другие рыбы без защитных игл могут выжить в природе? Сравнение местообитаний и поведения трехиглой и десятииглой колюшек помогло частично ответить на этот вопрос. Самец трехиглой колюшки строит гнездо на субстрате, относительно свободном от водорослей, а его брачная окраска ярко-красная. Самец десятииглой колюшки строит гнездо среди густых во-

дорослей, а его окраска во время сезона размножения черная. Таким образом, десятииглая колюшка частично компенсирует относительный недостаток защиты маскировочной окраской, условиями местообитания и поведением.

6.2. Оценка смертности

Сравнительное и экспериментальное исследование стоимости выживания — это непрямой способ получения данных, свидетельствующих о действии естественного отбора. Более прямой подход состоит в том, чтобы оценить смертность, причиной которой является конкретное давление отбора. Например, Круук (Kruuk, 1964) исследовал хищническое и защитное поведение обыкновенной чайки (*Larus ridibundus*).

Как уже говорилось, эти чайки гнездятся на земле большими колониями, где они могут подвергаться нападению различных хищников. Некоторые из них, такие, как другие чайки, вороны и ежи, поедают только яйца и птенцов. Другие, в том числе соколы, горностаи, лисы и человек, опасны как для взрослых, так и для их потомства. Сапсан нападает только на взрослых птиц. Круук (Kruuk, 1964) установил, что реакции чаек зависят от вида хищника. Они могут улететь от сапсана, но при появлении человека, лисицы, горностая или сокола их поведение оказывается амбивалентным. Чайки улетали от

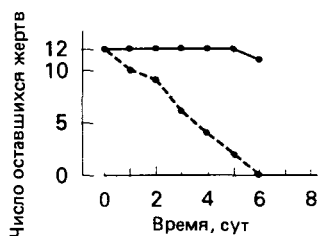


Рис. 6.4. Влияние хищничества щуки на смешанную стайку из 20 трехиглых колюшек (сплошная линия) и 20 гольянов (штриховая линия). (По Hoogland и др., 1957.)

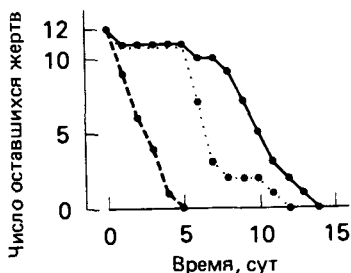


Рис. 6.5. Влияние хищничества щуки на смешанную стайку из 20 трехиглых колюшек (сплошная линия), 20 десятииглых колюшек (пунктирная линия) и 20 гольянов (штриховая линия). (По Hoogland и др., 1957.)

гнезда, но начинали воздушные атаки на хищника. Они не улетали от других чаек, ежей или ворон, а сами нападали на них, если те подходили близко к гнезду.

Эти различия в реакциях на хищников в высшей степени адаптивны. Если чайка покидает гнездо, она оставляет яйца или птенцов только под защитой окраски, что не имеет значения, когда нападет сапсан, который опасен только взрослым птицам. Чайки остаются на гнезде и защищают потомство от ежей и хорьков, которые опасны только для яиц и птенцов. Энергично атакуя этих хищников, чайки не только отпугивают их от колонии в данном конкретном случае, но и удерживают от посещения колонии в будущем. Круук (Kruuk, 1964) обнаружил, что вороны избегают колонии, а ежи не оставляют попыток проникнуть туда, особенно ночью. При встрече с лисицей или человеком чайки сталкиваются с такой проблемой: бросить гнездо значит подвергнуть опасности потомство, а защищать гнездо самим подвергаться опасности. В ситуации такого типа нужно тонкое равновесие между издержками и выгодами, и чайки, по-видимому, находят в этих случаях приемлемый компромисс.

Кроме прямой реакции на хищников чайки могут защищать себя различными непрямыми способами. Паттерсон (Patterson, 1965) показал, что выбор места для гнезда и время откладки яиц являются важными факторами, влияющими на успех размножения. Паттерсон заметил, что большая часть обыкновенных чаек на исследуемой им территории образовывала очень плотные колонии, в которых гнезда располагались примерно в метре друг от друга. Однако некоторые чайки гнездятся более чем в ста метрах от колонии. Он показал, что есть заметная разница в успехе размножения птиц, которые гнездятся внутри колонии и вне ее. Очевидно, должны быть какие-то преимущества при гнездовании внутри колонии. Чтобы исследовать их, Паттерсон проследил развитие почти 800 гнезд и обнаружил, что у чаек, гнездящихся в центре колонии, успех размножения выше, чем у чаек, гнездящихся ближе к краю, если судить об этом успехе по числу выкормленных птенцов.

Паттерсон таким образом использовал естественно существующее разнообразие, чтобы выяснить, коррелируют ли различия в поведении с различиями в успехе размножения.

У обыкновенных чаек наблюдается тенденция синхронизировать откладку яиц, но и здесь существует естественное разнообразие. Некоторые птицы откладывают их гораздо позже, чем большинство (рис. 6.6). Паттерсон обнаружил, что успех размножения тесно связан с временем откладки яиц. Наиболее успешно размножались те птицы, которые откладывали яйца одновременно с большинством, тогда как у других, отложивших яйца позже, гибель яиц и птенцов была выше. Вообще хищничество является самой обычной причиной потерь птенцов и яиц (Patterson, 1965). Более успешное размножение птиц, которые откладывают яйца одновременно объясняется, по-видимому, тем фактом, что это приводит к сверхизобилию пищи для хищников (Kruuk, 1964). Хищникам трудно использовать внезапное увеличение потенциальной пищи на протяжении короткого времени, если их популяция приспособилась к низкому уровню ее доступности. Таким образом, у чаек, откладывающих яйца одновременно, меньше вероятность подвергнуться нападению хищников, чем у чаек, дающих большую долю доступной пищи в результате откладки яиц в другое время.

Паттерсон (Patterson, 1965) обнаружил, что успех размножения не связан с плотностью расположения гнезд, а это означает, что птицы, гнездящиеся в колонии, размножаются более успешно не вследствие более плотного расположения гнезд, а вследствие большего числа соседей, которых беспокоит хищник. Этот вывод подкрепляется наблюдением Круука (Kruuk, 1964), что чайки часто объединяются в совместных атаках на хищников и отгоняют их от самой населенной части колонии.

Эта работа показывает, что обыкновенные чайки, которые откладывают яйца одновременно и которые могут обособиться в центре колонии, извлекают из этого выгоду для размножения, и поэтому у них больше птенцов, чем у тех птиц,



Рис. 6.6. Связь между успехом размножения и временем откладки яиц обыкновенной чайкой. (По Patterson, 1965.)

которые гнезятся на краю или вне колонии, или у птиц, которые откладывают яйца позже, чем большинство. Поскольку потомки, по-видимому, наследуют черты колониального поведения, естественный отбор сохраняет эти черты в популяции. Чтобы подтвердить эту гипотезу, в идеале было бы необходимо показать, что птенцы чаек, демонстрирующие типичное колониальное поведение, с большей вероятностью доживают до половой зрелости. Однако это трудно сделать, поскольку

обыкновенные чайки достигают половой зрелости лишь в возрасте 3–4 лет.

Иногда можно измерить число потомков, доживших до половой зрелости. Самки ящерицы *Uta stansburiana* сохраняют территорию, и в одном исследовании (Tinkle, 1969) было обнаружено, что у тех ящериц, которые владеют большей территорией, большее число потомков достигает половой зрелости, чем у тех, которые владеют меньшей территорией. В качественном отношении территории были сходны, следовательно, главной причиной этой корреляции, вероятно, было количество пищи на каждой территории.

6.3. Дарвиновская приспособленность

Мы уже видели, что степень, в которой генетически контролируемые признаки передаются от одного поколения другому в дикой популяции, определяется успехом размножения особей родительского поколения и значением конкретного признака в устойчивости животных к неблагоприятным условиям среды, таким, как недостаток пищи, наличие хищников и соперников при размножении. Такое давление условий среды можно рассматривать как отбор тех признаков, которые приспособливают животное к среде.

Концепцию приспособленности подвергли сомнению по причине, которую объяснил историк Дампьер (Dampier, 1929): «Фраза Герберта Спенсера о естественном отборе – выживание наиболее приспособленных – стоит особняком и вызывает вопрос, что значит наиболее приспособленные. А ответ на этот вопрос таков: наиболее приспособлены те особи, которые лучше всего приспособлены к существующим условиям обитания. Те, которые приспособлены, выживают, и те, которые выживают, приспособлены».

Дарвин обсуждал вопрос о выживании наиболее приспособленных, но не дал точного определения приспособленности. Однако концепция *дарвиновской приспособленности* сейчас широко признается биологами: приспособленность рассматривают как меру способности производить потомство. Очевидную тавтологию этого объяснения можно нарушить, если мы

признаем, что наиболее приспособлен не тот, кто лучше всего приспособлен к существующим условиям среды, а тот, кто приспособлен к условиям обитания и чьи потомки будут приспособлены к будущим условиям обитания (Thoday, 1953). Таким образом, при оценке приспособленности мы ищем количественные показатели, которые будут отражать вероятность того, что после определенного промежутка времени животное оставит потомков.

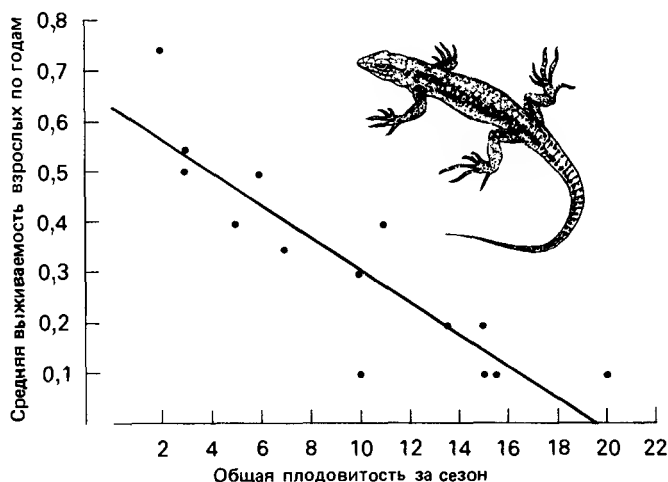
Для любой популяции животных характерно наличие изменчивости среди особей, и, следовательно, некоторые размножаются успешнее других. Говорят, что особи, которые дают больше разнообразных потомков, обладают более высокой дарвиновской приспособленностью. Приспособленность особи зависит от ее способности доживать до репродуктивного возраста, успешного спаривания, плодовитости образовавшейся пары и вероятности произведенных потомков доживать до репродуктивного возраста.

Приспособленность генотипа в дарвиновском смысле можно измерить числом рождающихся потомков, причем оценку выживаемости различных поколений следует производить на одной и той же стадии жизненного цикла. Приспособленность особи должна изменяться с возрастом из-за возможных возрастных репродуктивных изменений. В этом отношении Фишер (Fisher, 1930) впервые привлек внимание к важности понятия *возрастная репродуктивная ценность* (age-specific reproductive value); эта величина представляет собой величину вклада данной особи



Рис. 6.7. Репродуктивная ценность австралийских женщин в разном возрасте в 1911 г. (По Fisher, 1958.)

Рис. 6.8. Общая плодовитость за сезон размножения по отношению к вероятности выживания в последующих репродуктивных сезонах у 14 популяций ящериц. (По Tinkle, 1969.)



в увеличение числа особей следующего поколения от настоящего момента до своей смерти. Пример, приведенный на рис. 6.7, показывает, что репродуктивная ценность австралийских женщин увеличивается до 20 лет, а затем начинает уменьшаться. Начальный рост, вероятно, обусловлен детской смертностью и означает, что у средней 10-летней австралийской девочки меньше вероятности иметь в будущем детей, чем у средней 20-летней женщины (поскольку некоторые 10-летние девочки умрут, не достигнув половой зрелости). И наоборот, у средней 20-летней женщины вероятность рождения детей больше, чем у средней 30-летней женщины.

Возраст, в котором животное должно становиться в идеале половозрелым и способным к размножению, зависит от эволюционной стратегии. В непредсказуемых условиях обитания естественный отбор обычно благоприятствует раннему созреванию, а большому числу потомков остается только заботиться о самих себе. В более стабильных условиях лучшая стратегия — позднее созревание и тщательная забота о немногочисленном потомстве.

В процессе размножения животное подвергается риску, и это уменьшает его шансы на последующее выживание и размножение. Рис. 6.8 не дает убедительных данных, свидетельствующих о риске, связанном с размножением, поскольку сравнива-

ются различия между видами, а не внутри вида. Однако данные Лошиаво (Loschiavo, 1968) о продолжительности жизни и количестве яиц, отложенных жуком *Trogoderma parabile* (рис. 6.9), все же дают четкое представление о риске для особи. Здесь мы должны провести отчетливую границу между эволюционной стратегией конкретного вида и факторами, действующими на отдельных особей вида. С одной стороны, многочисленное потомство может потребовать таких энергетических расходов особи, которые поставят под сомнение последующее ее выживание, — например, многие птицы значительно теряют в массе во время насиживания. С другой стороны, можно ожидать, что у видов с небольшой продолжитель-

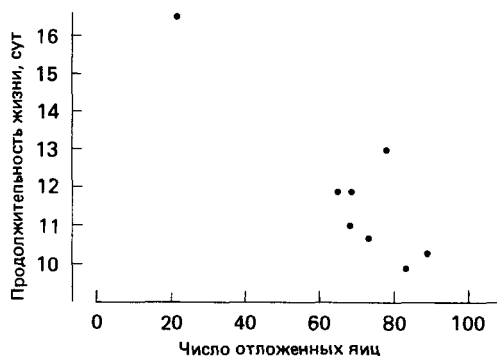


Рис. 6.9. Влияние репродуктивного усилия на продолжительность последующей жизни жука *Trogoderma parabile*. (Данные из Loschiavo, 1968.)

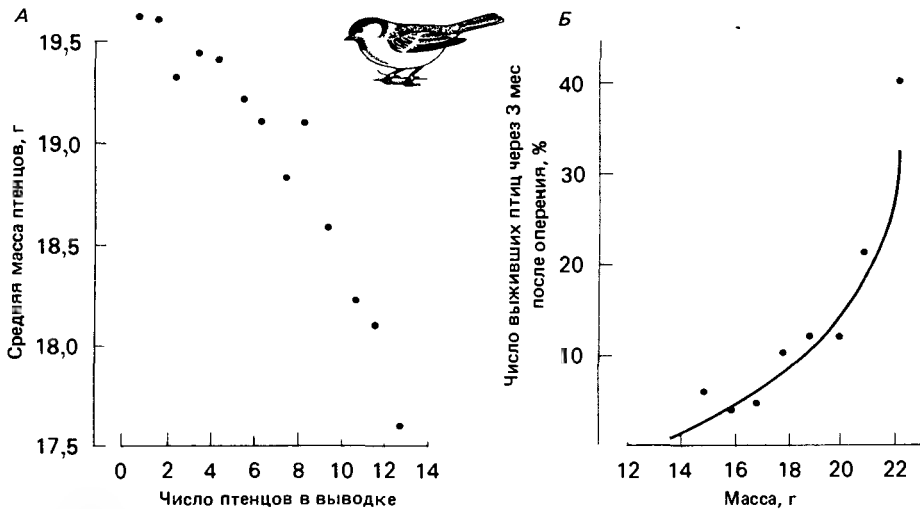


Рис. 6.10. Средняя масса молодых больших синиц (*Parus major*) как функция числа птенцов в выводке (А) и последующее выживание по отношению к массе оперившихся (Б). (По Perrins, 1965.)

ностью жизни, которая порой может быть просто ограничена давлением хищников, будет наблюдаться компенсаторная плодовитость, тогда как у долгоживущих видов увеличение общей приспособленности может происходить за счет низкой плодовитости, в особенности если ресурсы ограничены.

В общем, чем больше времени и энергии родители тратят на потомство, тем здоровее оно будет. Часто существует обратное отношение между общим числом потомков и их средней приспособленностью. Рассмотрим кратко в качестве примера работы Лэка (Lack, 1954, 1966) на большой синице (*Parus major*), выполненные им в Марли-Вуд вблизи Оксфорда. Эти исследования показали, что ежегодные колебания численности размножающейся популяции обусловлены прежде всего изменением смертности молодых перед наступлением зимы. В основном выживают особи из ранних выводков, что можно объяснить уменьшением количества пищи к концу сезона размножения. Перринс (Perrins, 1965) обнаружил, что средняя масса птенцов в выводках большой синицы уменьшается с увеличением размера выводка (рис. 6.10), причем это влияние было сильнее заметно в сезоны, когда пищи для самки в период откладки яиц было недостаточно. Перринс обнару-

жил также, что у более крупного птенца больше шансов выжить. Чтобы быть в состоянии выкармливать птенцов в начале сезона, родители должны суметь занять территорию весной. Здесь играют важную роль такие поведенческие признаки, как агрессивность. В общем, создается впечатление, что эффективность поведения родителей, в том числе их способность занять территорию, тенденцию иметь выводки оптимального размера, опыт в выкармливании птенцов,— это важный фактор, определяющий приспособленность вида. Чтобы максимизировать свою приспособленность, вид должен обладать такой стратегией размножения, которая являлась бы компромиссом между получением многочисленного потомства и достижением каждым детенышем высокой индивидуальной приспособленности.

Данные работ Лэка и его коллег показывают, что существует оптимальный размер выводка, при котором выживает и принимает участие в размножении в следующем поколении наибольшее число птенцов. Выводки меньших размеров дают меньше потомков, тогда как молодые птицы из выводков большего размера покидают гнездо, имея меньшую массу, и поэтому у них меньше шансов выжить. Здесь перед нами пример стабилизирующего отбора, при котором средние ва-

рианты в популяции оставляют больше потомков, чем крайние. При постоянных условиях среды генетические рекомбинации увеличивают изменчивость особей в популяции в каждом поколении, а стабилизирующий отбор уменьшает эту изменчивость до уровня предыдущего поколения. Вместе с тем при изменяющихся условиях средняя особь не может быть наиболее приспособленным членом популяции. В этом случае мы имеем дело с направленным отбором, так что средняя величина для популяции сдвигается в сторону нового фенотипа, лучше адаптированного к изменившимся условиям среды.

Компоненты приспособленности, такие, как жизнеспособность, плодовитость и фертильность, можно описать разными способами. Например, Праут (Praut, 1971) различал приспособленность на стадии личинки и приспособленность взрослого организма. Приспособленность личинки определяется способностью дожить до взрослого состояния, тогда как приспособленность взрослого животного складывается из приспособленности самки и самца. Приспособленность самки включает жизнеспособность и плодовитость, а приспособленность самцов – жизнеспособность и половую потенцию. Способность к спариванию – наиболее важный аспект половой потенции, и следовательно, этот аспект связан с половым отбором (см. гл. 8).

6.4. Совокупная приспособленность

Мы уже видели, что индивидуальная приспособленность животного представляет собой меру его способности оставить жизнеспособное потомство. Естественный отбор определяет, какие признаки животного обеспечивают ему большую приспособленность. Однако эффективность естественного отбора зависит от разнообразия генотипов в популяции, т. е. относительная приспособленность любого генотипа зависит от других генотипов, имеющих в популяции, так же как и от других условий обитания.

Концепцию приспособленности можно применить к отдельным генам, рассматривая сохранение конкретных генов в ге-

нофонде от одного поколения к другому. Ген, который увеличивает успех размножения животного, несущего этот ген, тем самым увеличивает свое представительство в генофонде. Этот ген может изменять морфологию или физиологию животного так, что оно становится способным переносить неблагоприятные климатические и другие условия среды или изменять его поведение так, что животное добивается большего успеха в ухаживании при размножении или выращивании молодняка. Ген, который влияет на поведение родителей, способствуя проявлению родительской заботы, вероятно, будет представлен в потомстве, причем сам этот ген, вероятнее всего, появится у других особей. В самом деле, может возникнуть ситуация, при которой ген оказывает вредное действие на животное, несущее его, но увеличивает вероятность сохраниться в потомстве. Очевидный пример этого – ген, который заставляет родителей подвергать опасности собственную жизнь в попытках сохранить жизнь потомства. Как мы увидим далее, это одна из форм *альтруизма*.

Как Фишер (Fischer, 1930), так и Холдейн (Haldane, 1955) понимали, что приспособленность отдельного гена может увеличиться в результате альтруистического поведения части животных, несущих этот ген. Однако Гамильтон (Hamilton, 1964) впервые сформулировал общий принцип, гласящий, что в процессе естественного отбора максимизируется не индивидуальная приспособленность, а *совокупная* (inclusive fitness), иными словами, приспособленность животного зависит не только от успеха его собственного размножения, но также и от успеха размножения его родственников. Совокупная приспособленность животного зависит от выживания его потомков и родственников. Таким образом, даже если у той или иной особи нет потомков, – ее совокупная приспособленность может не быть нулевой, потому что ее гены передаются в следующие поколения двоюродными братьями и сестрами, племянниками и племянницами.

У нормальных диплоидных животных каждый из родителей передает одну ко-

пию из своих двух наборов генов каждому из потомков (см. гл. 2). Поэтому вероятность того, что любой данный родительский ген окажется у одного из потомков, равняется $1/2$. Следуя той же логике, можно сказать, что вероятность наследования единичного родительского гена двумя потомками тоже составляет $1/2$. Вероятность передачи гена от деда внуку — $1/4$, а вероятность того, что из двух двоюродных братьев или сестер оба несут копию какого-либо гена деда, $1/8$.

Теперь мы можем определить коэффициент генетического родства (r) как меру вероятности того, что какой-либо ген особи будет идентичен по происхождению гену определенного родственника. Эквивалентная (Dawkins, 1979) и альтернативная мера — это доля генома особи, идентичная по происхождению геному родственника. Обратите внимание, что эти гены должны быть идентичны по происхождению, а не просто гены, которые имеются в популяции в целом. Это означает, что r отражает вероятность происхождения гена, общего для двух особей, от одного и того же предкового гена общего родственника из предыдущего поколения.

Совокупная приспособленность иногда приравнивается к простой весовой сумме различных коэффициентов родства животного. Так, иногда это рассматривается как сумма индивидуальной приспособленности животного и приспособленности родственников, уменьшенная в соответствии с коэффициентом родства. В этом показателе учитываются все потомки данного животного, и хотя он может быть полезным для практических целей, он не согласуется с первоначально предложенным показателем Гамильтона (Hamilton, 1964). Таким образом, совокупная приспособленность часто определяется неправильно (Grafen 1982). При ее определении следует исключать тех прямых потомков животного, которые существуют благодаря помощи, полученной от других, и включать тех потомков родственника, чье существование есть результат помощи, оказываемой данным животным этому родственнику (Grafen, 1984).

6.5. Приспособленность в естественных условиях обитания

Наше обсуждение совокупной приспособленности подразумевает, что существуют два альтернативных способа описания естественного отбора. В популяционной генетике единицей отбора считается ген, и число репликаций гена максимизировано естественным отбором. Поскольку логика этого подхода весьма привлекательна, его иногда можно использовать, чтобы осветить некоторые аспекты поведения животных (Dawkins, 1976), но в действительности он не очень подходит для исследователей поведения отдельных животных. Эквивалентный подход — это считать каждое отдельное животное единицей отбора, а совокупную приспособленность количественным показателем, максимизированным естественным отбором (Dawkins, 1978). Для практических целей успех размножения отдельной особи хорошо отражает ее совокупную приспособленность (Grafen, 1982).

Приспособленность, обусловленная поведением в природных местообитаниях, зависит от давления отбора, действующего в настоящий момент. Теоретически любой аспект поведения животного оказывает влияние на его приспособленность либо из-за прямых последствий этого поведения, либо просто потому, что один тип поведения мешает другому, который может быть более или менее выгоден. На практике природные условия обитания так сложны, что чрезвычайно трудно измерить изменения приспособленности, обусловленные поведением. Существуют два основных подхода к решению этой проблемы. Один из них — это попытка тщательно определить затраты и выигрыши, связанные с поведением в природной среде. Этот подход обсуждается в гл. 24. Другой подход — прямо измерить изменения в успехе размножения, которые вызваны определенными типами поведения.

В разд. 6.1 было показано, что значение для выживания определенных типов поведения, таких, как удаление яичной скорлупы из гнезда обыкновенной чайкой, можно оценить в экспериментах, проводимых в полевых условиях. Поскольку такие эк-

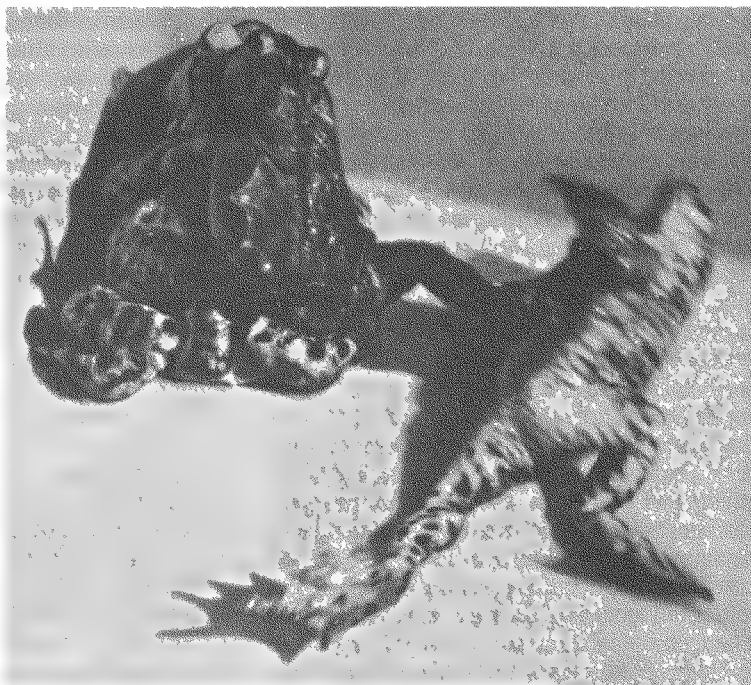
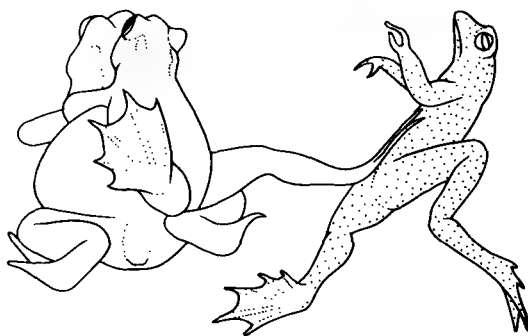


Рис. 6.11. Спаривающиеся жабы. Самец отталкивает соперника. (Рисунок из Davies, Halliday, 1977. Фотография Tim Halliday.)

сперименты помогают понять значение конкретных морфологических и поведенческих признаков, их не связывают прямо с вопросом приспособленности. Понятие стоимости выживания обычно связано с относительно небольшим кругом вопросов, таких, как выживание молодых на протяжении конкретного сезона размножения. В идеале оценки приспособленности должны быть связаны с долговременным сохранением конкретных генетических признаков или долговременными последствиями, связанными с успехом размножения, или конкретным типом поведения.

Иногда различия в успехе размножения можно относить на счет довольно простых типов поведения. Например, Девис и Холлидей (Davis, Halliday, 1977) обнаружили, что на успех размножения пары жаб *Bufo bufo* влияют как размеры самки, так и степень соответствия спаривающихся особей (рис. 6.11) по размерам. Так, более крупная самка производит больше яиц, и когда спаривающиеся особи соответствуют друг другу по размерам, оп-



лодотворяется больше яиц. Самец, который выбирает самку лишь немного крупнее, чем он сам, должен достичь наибольшего успеха в размножении, тогда как самка должна отдавать предпочтение самцу покрупнее, который мог бы отталкивать соперников. Следовательно, каждая особь (и самец, и самка) должна предпочитать партнера крупнее, чем она сама. Наблюдаемые случаи спаривания оказываются между двумя этими теоретическими крайностями, причем самки обычно крупнее самцов (рис. 6.12).

На севере шт. Мичиган изучали успех спаривания в природной популяции стре-

козы *Enallagma hageni* (Fincke, 1982). Эти стрекозы размножались в мелком пруду, отделенном от озера песчаной косой шириной 10–20 м, а питались в открытой болотистой местности, примыкающей к месту размножения. В солнечные дни самцы стрекоз летели от места добывания пищи к пруду примерно с 9 ч 30 мин. К 13 часам большая часть отмеченных на пруду самцов не спаривалась. Число спаривающихся пар (соединенных вместе в виде тандема) возрастало до трех часов дня и оставалось высоким почти до половины шестого вечера. В один день почти все самки были обнаружены в тандемных парах, но обычно более половины самцов остаются без пары. Поскольку самцов в районе размножения больше, чем самок, конкуренция между самцами довольно интенсивная. Самцы перехватывают самок по дороге к пруду, и почти все добывающиеся успеха в спаривании самцы имеют пару до подлета к воде. Конкуренция между самцами происходит в форме столкновений с тандемной парой. Такое беспокойство иногда приводит к разъединению пары и замене одного самца другим.

Удивительно, но Финк (Fincke) не выявил никакой связи между размерами тела самца и его успехом в спаривании. Очевидно, маленький самец так же способен к полету в тандеме с самкой, как и крупный. Хотя крупные самцы, быть может, более успешно вытесняют соперника из пар, чем маленькие, это преимущество, вероятно, сводится на нет тем фактом, что приставая к тандемным парам, одиночный самец подвергается риску быть съеденным вблизи воды. Финк обнаружил, что более крупные самцы стремятся проводить большую часть времени вблизи воды, и это заставляет предполагать, что беспокойство пар и есть их основная стратегия. Однако альтернативная стратегия – поиски свободных самок, вероятно, оказывается более успешной.

Процент успешно размножавшихся самцов значительно менялся изо дня в день, причем в среднем спаривалось 39% самцов. Успех размножения на протяжении жизни также был весьма различен.

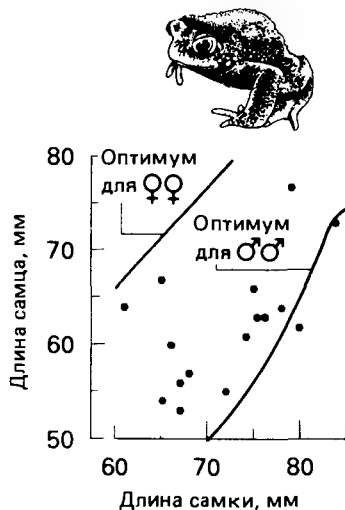


Рис. 6.12. Оптимальное и наблюдавшееся спаривания у жаб (*Bufo bufo*) разных размеров. Оптимумы рассчитаны при допущении, что в сезон откладывается максимальное число оплодотворенных яиц. Кривая оптимума для самок представляет минимум, так как в эксперименте невозможно было добиться, чтобы самцы спаривались с меньшими по размерам самками. Наблюдавшиеся спаривания представлены отдельными точками. (По Davies, Halliday, 1977.)

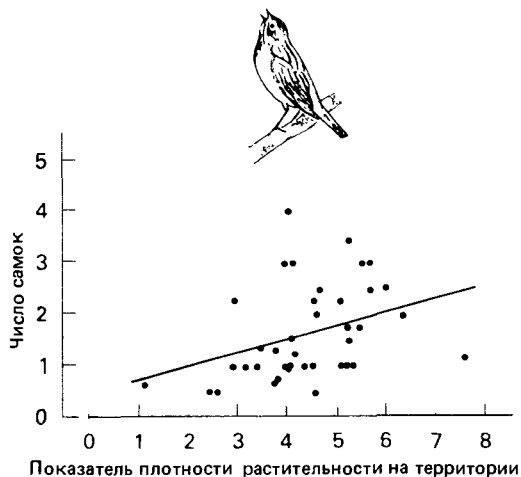


Рис. 6.13. Число самок, привлеченных самцом овсянки американской (*Spiza americana*), как функция показателя плотности растительности на занимаемой им территории. (По Zimmerman, 1971.)

Лишь 59% самцов в популяции спаривались по крайней мере однажды, и эта величина тесно связана с продолжительностью жизни. Главной причиной гибели на месте размножения было поедание стрекоз пауками, разнокрылыми стрекозами или лягушками. Таким образом, оказывается, что наиболее важный компонент успешной стратегии размножения у этого вида – избегать хищников, чтобы выжить и спариться, как только представится возможность.

Многие животные во время сезона размножения защищают территорию. В некоторых случаях это форма распределения животных по территории, что дает возможность найти партнера для размножения (Davies, 1978). Иногда территории различаются по качеству, и можно ожидать, что самцы, которые защищают лучшие территории, добьются большего успеха в размножении. Например, у трехиглой колюшки самцы, занимающие большую территорию, привлекают больше самок (Assem, 1967). И самки, которые

откладывают яйца на большой территории, размножаются успешнее благодаря тому, что меньше яиц поедают другие самцы. Самцы-соперники с соседних территорий пытаются разрушить гнездо, но и это труднее сделать, когда территория велика (Black, 1971; Wootton, 1976). Качество территории может зависеть не только от ее размеров, но и от наличия пищи и удобных мест для гнезда (рис. 6.13). В тех случаях, когда животные конкурируют из-за партнера для размножения, территории или местообитания (Partidge, 1978), преуспевающие могут быть приспособленнее в различных отношениях. Они могут добиваться большего успеха в размножении не только в результате того, что они успешнее привлекают партнеров или занимают территорию, но также и потому, что они приспособленнее в других отношениях. Это вечная проблема при оценке приспособленности. В природе так много взаимодействующих факторов, что поистине невозможно учесть их все.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Значение для выживания конкретных типов поведения можно изучить в экспериментах, проводимых в природных условиях.
2. Изучение причин смертности в популяции зачастую может дать очевидные доказательства давления отбора.
3. Приспособленность в дарвиновском смысле измеряется числом потомков, подсчитанных на определенной стадии жизненного цикла.
4. Совокупная приспособленность особи зависит от выживания ее потомков и близких родственников. Даже если животное не оставляет потомства, его совокупная приспособленность может быть не равна нулю, поскольку его гены будут передаваться следующим поколениям племянниками, племянницами, двоюродными братьями и сестрами.
5. При изучении приспособленности в природных условиях обычно приходится пользоваться показателем успеха спаривания или успеха размножения. Эти показатели дают лишь приближенное значение приспособленности, поскольку в них не учитывается жизнеспособность потомков.

Рекомендуемая литература

Dawkins R. (1982). *The Extended Phenotype*, Freeman, New York.
Krebs J. R., Davies N. B. (1981) *An Introduction to Behavioural Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

7. Эволюция адаптивных стратегий

Биологи-эволюционисты пытаются объяснить, каким образом путем естественного отбора жизнь достигла той степени развития, которую мы наблюдаем сегодня. Чтобы объяснить существование конкретного генетического признака, они высказывают предположения по поводу того, что было до появления этого признака. Затем постулируют, что какой-то редкий ген появился у отдельной особи или что такой же ген был привнесен иммигрантом и что особи, несущие этот ген, стали обладателями данного признака. Затем они задаются вопросом, какие условия среды будут благоприятствовать распространению этого гена в популяции. Если естественный отбор благоприятствует этому гену, то у особей, генотип которых содержит упомянутый ген, приспособленность увеличится. Можно сказать, что этот ген вторгся в популяцию. В этой главе мы рассмотрим, как аргументы такого рода можно использовать при изучении поведения животных.

7.1. Эволюционные стратегии

Чтобы сохраниться в популяции, ген не только должен выдержать конкуренцию с другими генами генофонда, но и выдержать вторжение других мутантных генов. Действительно эволюционные биологи, рассуждая о конкретной эволюционной ситуации, часто постулируют вторжение гипотетических мутантов, чтобы выяснить, устоит ли данная теория при наличии конкуренции. Перед тем как вникать в детали этой процедуры, рассмотрим несколько примеров. Высокая степень соответствия животного его окружению может быть результатом отбора по призна-

кам, которые позволяют животному избегать хищников или хищникам оставаться незамеченными и нападать из засады на приближающуюся жертву. Этот тип стратегии иногда принимает форму удивительного сходства между животным и растением, с которым оно обычно связано. Например, напоминающий лист кузнечик *Arantia rectifolia* (рис. 7.1) может сидеть неподвижно с плотно сжатыми крыльями, имитируя лист, или, сидя на листе, может держать крылья расправленными и казаться частью листа (Edmunds, 1974). Эти маскировочные позы считаются защитой против хищников. Наоборот, богомол *Phyllocrania paradoxa* может замаскироваться точно так же (рис. 7.2), но его маскировка будет частично защитной и частично агрессивной, поскольку он сидит неподвижно, поджидая свою жертву, чтобы схватить ее.

Помимо сходства с растениями или субстратом животные также могут иметь сходство с отдельными частями других животных. Часто это проявляется в виде особых (Edmunds, 1974) демонстраций, которыми животные пытаются отпугнуть своих врагов. Например, гусеница южноамериканского бражника *Leucorampha* обычно держится спиной вниз под веткой или листом. Потревоженная, она поднимает и раздувает голову, на нижней поверхности которой хорошо видны пятна, похожие на глаза, а общим видом гусеница напоминает голову змеи (см. рис. 1.3). У многих ночных и дневных бабочек на крыльях есть пятна, напоминающие глаза; если бабочку потревожить, она внезапно раскрывает крылья, демонстрируя пятна-глаза, и хищник обычно пугается.

Истинная мимикрия — это сходство од-



Рис. 7.1. Напоминающий лист кузнечик *Arantia rectifolia*. (Фотография Malcolm Edmunds.)



Рис. 7.2. Богомол *Phyllocrania paradoxa*, маскирующийся под сухой лист. (Фотография Malcolm Edmunds.)

ного животного, называемого *имитатором*, с другим, называемым *моделью*, так что их обоих путает третье животное, обычно хищник. Существуют разные формы мимикрии, из которых наиболее иллюстративна *бейтсовская мимикрия*. При

этой форме мимикрии животное-имитатор напоминает модель, которая ядовита или неприятна на вкус для хищника. Для животного-модели такая мимикрия бесполезна, но, судя по экспериментальным данным, имитаторы в конечном счете по-

лучают преимущество, поскольку хищники не отличают имитатора от модели. Например, птицы быстро учатся избегать саламандры *Notophthalmus viridescens*, мясо которой неприятно на вкус. Однако они охотно поедают сходно окрашенную саламандру *Pseudotriton ruber* при условии, что они прежде не сталкивались с несъедобной *Notophthalmus*. Таким образом, *Pseudotriton* извлекает некоторую пользу из своего сходства с *Notophthalmus* при условии, что птицы уже знают вид последней и что они не так опытны, чтобы суметь различить два этих вида саламандр (Howard, Brodie, 1971). Некоторые другие примеры бейтсовской мимикрии показаны на рис. 7.3.

Иногда ряд ядовитых видов имеет одинаковую предупреждающую окраску. Эта форма мимикрии называется *мюллеровской мимикрией*; она дает преимущество всем видам-участникам, поскольку, когда хищник научается избегать один вид, он будет избегать и все виды-имитаторы. На рис. 7.3 показаны некоторые примеры мюллеровской мимикрии.

Замечательный случай *агрессивной мимикрии* обнаружен у рыб. Губан-чистильщик (*Labroides dimidiatus*), окрашенный в черно-белую полосу, живет среди коралловых рифов в Тихом океане. Другие рыбы узнают его по заметной окраске и привлекающему внимание поведению. Крупные рыбы позволяют губану приближаться и удалять паразитов с поверхности тела и из полости рта. Эти отношения носят характер симбиоза, поскольку губан извлекает пользу, получая пищу, а рыба-хозяин избавляется от паразитов. Однако у губана-чистильщика есть имитатор, весьма сильно его напоминающий, саблезубая морская собачка (*Aspidontus taeniatum*; рис. 7.4). Другие рыбы часто по ошибке принимают ее за губана-чистильщика и позволяют приблизиться. Тогда саблезубая морская собачка быстро откусывает кусок плавника у рыбы-хозяина и поспешно уплывает.

В случае бейтсовской мимикрии предупреждающая хищника окраска одного вида-модели имитируется другим видом имитатором. Это будет выгодно в том случае, если хищники не в состоянии

отличить имитатора от модели и если животные-имитаторы не будут встречаться слишком часто по сравнению с моделями. Если модель неприятна на вкус для хищника, то имитатор выигрывает, поскольку хищники, по-видимому, будут избегать как модели, так и имитатора. При этом животному-имитатору не нужно нести расходы на выработку отпугивающих веществ. В некоторых случаях одной модели могут подражать несколько видов, и тогда существует опасность, что хищники будут выбирать больше животных-моделей, чем могли бы. Например, большая и бросающаяся в глаза бабочка данаида *Danaus plexippus*, обитающая на западе США, неприятна на вкус для птиц, и они научаются избегать ее после одной или двух проб (Brower, 1958). Гусеницы данаиды питаются разными видами молочаев, которые ядовиты для большинства позвоночных. Гусеницы накапливают токсины, которые сохраняются в куколке и, таким образом, остаются в бабочке. У хищников, съевших эту бабочку, обычно наблюдается рвота (рис. 7.5). Вызывающую рвоту данаиду имитирует ленточник *Limenitis archippus* (рис. 7.6). Ленточники съедобны, и, по некоторым данным (Brower, 1958), сойки с удовольствием поедают их, если предварительно не сталкивались с данаидами. А съев один раз данаиду, сойки впредь избегают и данаид, и ленточников. У данаиды есть и другие имитаторы, поэтому не исключено, что в какой-либо области число имитаторов может превысить число моделей. В такой ситуации хищники не скоро научаются избегать данаид и их имитаторов, поскольку их первым опытом может быть встреча со съедобными бабочками; таким образом, уровень поедания хищниками как модели, так и имитатора, вероятно, будет выше.

Пытаясь проследить эволюцию такого состояния, биолог должен постараться рассчитать последствия возможных комбинаций частот различных генотипов в популяциях модели и имитатора. Например, что может случиться, если некоторые данаиды перестанут питаться на ядовитых растениях и станут съедобными для хищников? С одной стороны, можно ожи-

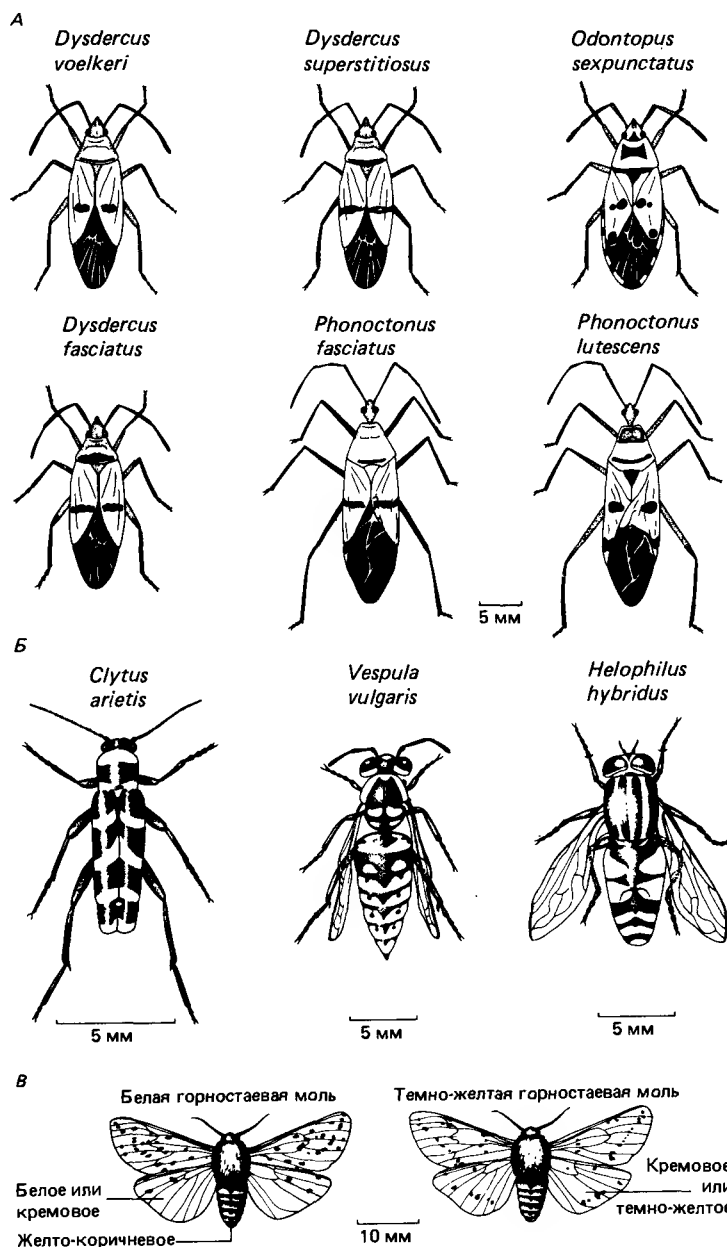
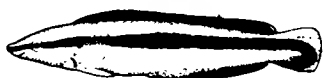
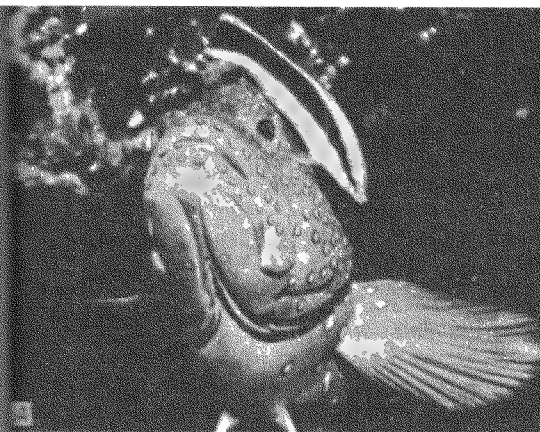


Рис. 7.3. Некоторые примеры мюллеровской и бейтсовской мимикрии. **А.** Мюллеровская мимикрия у западноафриканских Heteroptera. Клоп-хищнец *Phonoctonus fasciatus* обычно живет в колониях *Dysdercus fasciatus*, *D. supersticiosus* и *D. voelkeri*. *Phonoctonus lutescens* обычно живет в колониях *Odontopus*, иногда также с *D. voelkeri*. Все эти клопы имеют в своей окраске черный, красный (обозначен точками) и серовато-оранжевый (обозначен белым) цвет. **Б.** Бейтсовская мимикрия. Оса *Vespula vulgaris* и два имитатора: жужелица *Clytus arietis* и *Helophilus hybridus*. У всех трех тело темно-коричневое или черное, с желтыми полосками. **В.** Неприятная на вкус белая горностаевая моль (*Spilosoma lubricipeda*) и ее бейтсовский имитатор темно-желтая горностаевая моль (*S. lutea*). Брюшко у обеих желтоватое, с темными отметинами, тогда как крылья белые или кремовые, с черными пятнами. (По Edmunds, 1974.)

дать, что такие особи получают преимущество, оставаясь совершенно похожими на съедобных особей своего вида и при этом не неся затрат на выработку устойчивости к поеданию ядовитых молочаев; это дает основание для увеличения частоты такого генотипа. С другой стороны, если бы съедобные данаиды стали слиш-

ком обычны, хищники начали бы активно поедать их. На основе некоторых допущений можно подсчитать вероятность выживания съедобных данаид как функцию соотношения съедобной и несъедобной форм в популяции. Допущения касаются степени хищничества и числа попыток, которые требуются хищнику, чтобы на-



Б

Рис. 7.4. 4. Губан-чистильщик (*Labroides dimidiatus*), его рыба-хозяин коралловая греска (*Cephalopholis miniatus*) и его имитатор (Б) саблезубая морская собачка (*Aspidontus taeniatus*). (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

чать избегать данаиду после поедания особи, вызывающей рвоту. Фактически содержание ядовитых веществ в молочаях сильно различается, как различается и съедобность данаид, гусеницы которых питались на разных молочаях (Brower, 1969). Таким образом, в естественных популяциях все же имеется некоторое число данаид, поедающих малоядовитые виды молочаев и съедобных для птиц; эта форма мимикрии называется *автомимикрией* (Brower, 1969). В некоторых местностях отношение автоимитаторов и модели составляет 3:1, и все же хищники избегают их поедать.

Если переход к нетоксичной диете имеет генетическую основу, а не просто случаен, то такое изменение можно считать *эволюционной стратегией*. Таким образом, эволюционным биологам иногда полезно считать, что гены применяют какую-либо стратегию, чтобы увеличить свою частоту за счет других генов, даже если в действительности вся эта процедура проводится пассивно естественным отбором.

Рассматривая эволюционные стратегии, которые влияют на поведение, мы должны отчетливо представить себе ситуацию, при которой изменения в генотипе ведут к

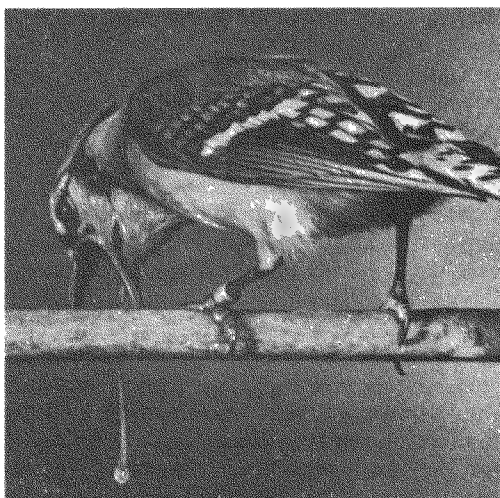
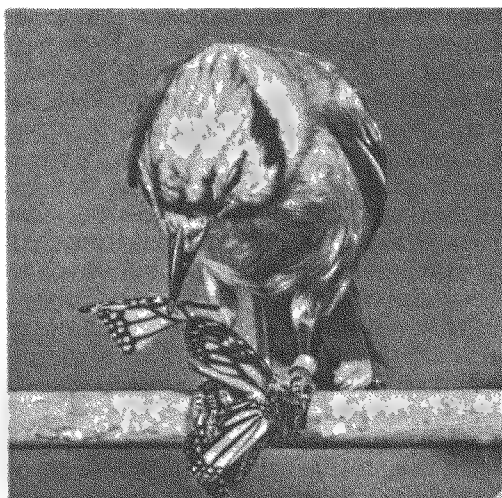


Рис. 7.5. Голубая сойка поедает ядовитую данаиду, после чего у нее наблюдается рвота. (Фотография Lincoln Brower.)

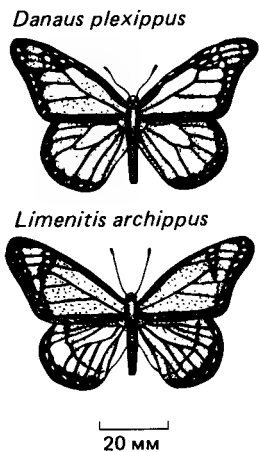


Рис. 7.6. Данаида *Danaus plexippus* и ее имитатор ленточник *Limenitis archippus*. Отмеченные точками участки имеют оранжевую окраску. (По Edmunds, 1974.)

изменениям в поведении. Совсем необязательно считать, что поведение непосредственно контролируется генами, поскольку существует много способов, посредством которых изменения в генетическом аппарате могут влиять на поведение. Однако лучше связывать поведение с генами, понимая, что это делается просто для удобства. Так, говоря о «гене заботы о родственниках», мы предполагаем, что в популяции существуют генотипические различия, которые заставляют одних особей помогать своим родственникам, а других – не помогать. Точно так же под «стратегией голубя» мы подразумеваем поведение в популяции особей, которые не вступают в конфликт и передают этот признак от одного поколения другому.

На первый взгляд может показаться, что наиболее успешная эволюционная стратегия распространится во всей популяции и в конце концов вытеснит все остальные. Иногда это случается, но далеко не всегда. Во многих ситуациях невозможно определить, какая стратегия является наилучшей, поскольку эффективность любой стратегии зависит от поведения других животных, т.е. конкурирующие стратегии зависят друг от друга так, что успех одной зависит от существования другой и от частоты, с которой эта другая представлена в популяции. Например,

стратегия, использующая мимикрию, не имеет никакой ценности, если неэффективна стратегия отпугивания моделей.

У некоторых видов есть совместные территории для спаривания, называемые токовищами, на которых доминантные самцы защищают небольшие участки. Например, у турухтанов (*Philomachus pugnax*) обнаружены два типа самцов: *территориальные самцы*, которые агрессивны и соперничают друг с другом из-за самок, и *самцы-сателлиты*, которые не агрессивны, держатся около территориальных самцов и спариваются с самками украдкой, пока территориальный самец занят чем-нибудь другим. У самцов-сателлитов имеется белый бросающийся в глаза воротник, тогда как у территориальных самцов окраска темнее (рис. 7.7). Полагают, что территориальные самцы терпят присутствие самцов-сателлитов потому, что их бросающееся в глаза оперение привлекает самок к токовищу. Существуют две точки зрения по поводу происхождения самцов-сателлитов. Во-первых, это могут быть самцы, потерпевшие неудачу в конкуренции за территорию, или молодые и неопытные самцы, которые принимают стратегию сателлитов, чтобы добиться максимально возможного в своем положении и дожидаться, когда участок станет свободным. Считают, что нечто подобное происходит на токовищах у тетерева (*Lyrurus tetrix*). Во-вторых, полагают, что самцы-сателлиты применяют альтернативную эволюционную стратегию и их успех размножения равен успеху территориальных самцов. По-видимому, как раз это и наблюдается у турухтанов. Как и в случае автомимикрии, обсуждавшейся раньше, такая стратегия – это по существу форма использования существовавшей до этого стратегии.

Хотя давно уже стало ясно, что могут существовать альтернативные стратегии, лишь сейчас стало возможным дать им удовлетворительное объяснение в понятиях эволюционной теории. Ключ к этой проблеме содержится в концепции «эволюционно стабильной стратегии», развитой Мэйнардом Смитом (Maynard Smith), Паркером (Parker) и другими (см. Maynard Smith, 1982).

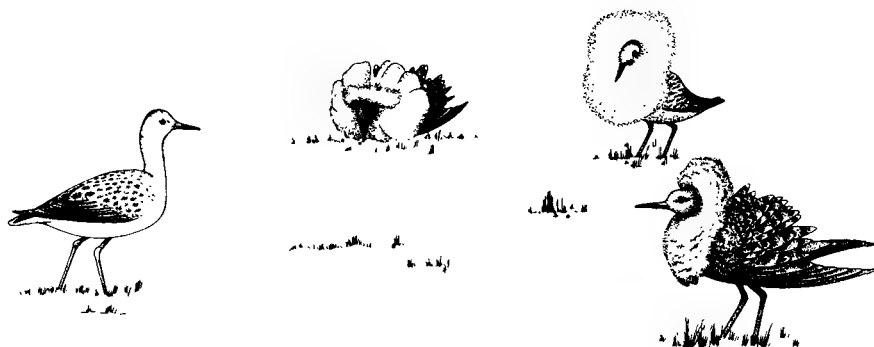


Рис. 7.7. Тухтаньы на току. Это вид с наиболее заметными индивидуальными различиями в оперении самцов. Самцы с темными воротничками — территориальные, а с белым воротником — самец-сателлит. Птица без воротника — самка. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

7.2. Эволюционно-стабильные стратегии

Эволюционно-стабильная стратегия (ЭСС) это стратегия, которую нельзя улучшить какой-либо другой возможной альтернативной стратегией при условии, что достаточное число членов популяции приняло ее. Это иной способ утверждения того, что наилучшая стратегия для особи зависит от стратегий, принятых другими членами популяции. Поскольку это же самое относится и ко всем особям в популяции, настоящую ЭСС никакой мутантный ген успешно внедрить не может. Рассмотрим в качестве примера вопрос конфликтов и оценки соперников. Животные, которые используют стратегию избегания ненужных конфликтов, обычно получают эволюционное преимущество. Эту идею можно формализовать следующим образом: предположим, что в популяции представлены два типа стратегий: *стратегия ястреба*, которая состоит в том, чтобы сражаться до гибели или ранения соперника, даже если есть риск получить ранение самому, и *стратегия голубя*, которая заключается в угрозах и демонстрации силы наряду с избеганием серьезных конфликтов. Эти две стратегии — крайние примеры того, что может существовать в реальной жизни. Допустим, что мы приписываем результаты в виде возрастания приспособленности следствию конфликта между двумя животными. При этом победитель получает

+ 50 очков, а проигравший 0. Пусть цена потери времени на демонстрацию силы будет равна -10, а цена ранения -100. У нас будут четыре возможных типа столкновений в популяции, содержащей как «ястребов», так и «голубей», средние результаты их показаны в табл. 7.1. Можно видеть, что в столкновении ястреба с ястребом каждый в среднем останется в проигрыше, поскольку, хотя и существует 50%-ная вероятность победы в данном столкновении (выигрыш 50 очков), есть также и 50%-ная вероятность поражения (проигрыш 100 очков вследствие ранения). Средний итог каждого ястреба будет равен -25 как результат нападения со стороны другого. Если ястреб встречает голубя, то ястреб всегда выигрывает 50 очков, тогда как голубь не выигрывает ничего (0 очков), поскольку, избегая конфликта, он избегает ранения. Когда голубь встречает голубя, каждый из них угрожает другому и выигрывает половину состязания без борьбы. Средний итог составляет в этом случае +15.

Легко понять, что ястреб смог бы внедриться в популяцию, образованную целиком из голубей. Хотя голуби в среднем получают в конфликтах друг с другом +15, вторгнувшийся ястреб имел бы выигрыш +50 в каждом столкновении с голубем и таким образом получил бы преимущество. В популяции из одних ястребов средний результат составляет 25 очков, поэтому голубь смог бы легко захватить ее, так как голубь получает

в состязании с ястребом 0, что лучше чем —25. Итак, мы видим, что ни популяция, состоящая только из голубей, ни популяция, состоящая только из ястребов, не могут устоять против вторжения и ни одна из этих стратегий не является примером ЭСС. Однако возможно, что смешанная популяция из ястребов и голубей могла бы дать устойчивую ситуацию, если бы их соотношение достигало определенной величины. Пусть доля ястребов будет h , а доля голубей — $(1 - h)$. Средний результат для голубя (D) можно подсчитать из вероятности встречи ястреба или другого голубя и итога каждого типа конфликта:

$$D = 0h + 15(1 - h).$$

Точно так же средний результат для ястреба (H) будет

$$H = -25h + 50(1 - h).$$

Если D равно H , то равновесие будет устойчивым; и тогда $h = 7/12$, а $(1 - h) = 5/12$. Поэтому ЭСС будет наблюдаться

Таблица 7.1. Соревнование между ястребами и голубями (по Maynard Smith, 1976)

Результат подсчитывается следующим образом: победителю +50, раненому —100, проигравшему 0, за демонстрацию силы —10

Сетка средних результатов для нападающего показана внизу.

Нападающий	Противник	
	Ястреб	Голубь
Ястреб	$\frac{1}{2}(50) + \frac{1}{2}(-100) = -25$	+50
Голубь	0	$\frac{1}{2}(50 - 10) + \frac{1}{2}(-10) = +15$

Обратите внимание на то, что, когда «ястреб» встречается с «ястребом», мы предполагаем, что в половине случаев он побеждает, а в половине случаев получает ранение. «Ястреб» всегда побеждает «голубя». «Голубь» всегда немедленно отступает перед «ястребом». Когда «голубь» встречается с «голубем», мы допускаем, что всегда имеют место демонстрации и один из двух (т.е. в половине случаев) побеждает.

в том случае, когда 7/12 популяции составят ястребы и 5/12 — голуби. Другая возможность состоит в том, что особи ведут себя как ястребы в 7/12 состязаний и как голуби в 5/12, причем стратегия для каждого случая выбирается наугад. Это называется *смешанной стратегией*. В этом случае равновесие достигается только тогда, когда стратегия голубя используется в 5/12 всех конфликтов, а ястреба — в 7/12. Каждая стратегия благоприятна, если она относительно редка. Тогда ее представительство в популяции возрастает, пока снова не будет достигнута точка равновесия. И ни вторжение ястребов, ни вторжение голубей не может нарушить эту ЭСС.

Еще одна стратегия, возможная в данном случае, — это так называемая *стратегия хозяина*, в которой каждая особь ведет себя как ястреб, являясь хозяином территории, и как голубь, вторгаясь на чужую территорию.

Допустим, что каждая особь будет хозяином в половине конфликтов и пришельцем в другой половине; тогда результаты будут такими, как показано в табл. 7.2. Если популяция образована целиком из «хозяев», то средний итог конфликта будет +25, т.е. больше, чем могли бы получить вторгшиеся голуби или ястребы, которые имели бы соответственно +7,5 и +12,5 в конфликте с хозяином. Таким образом, стратегия хозяина — это ЭСС. Очевидно, что эта стабильная стратегия является стратегией положения, т.е. предполагает жесткое сопротивление пришельцу и отступление перед хозяином.

Эти примеры, впервые предложенные Мэйнардом Смитом (Maynard Smith, 1976), сильно упрощают ситуацию, встречающуюся в природе. Тем не менее они представляют значительное продвижение в развитии эволюционной теории; стало ясно, что такой последовательный подход к сложной ситуации в принципе может решить давно поставленные проблемы. Основные принципы ЭСС, возможно, следует разрабатывать применительно к конкретной природной ситуации, но это справедливо для любого достаточно общего закона науки.

Фактически стратегии хозяина, голубя и ястреба можно наблюдать в природе. На-

Пример, самцы пятнистой древесницы (*Pararge aegeria*) конкурируют за брачную территорию (рис. 7.8). Конфликты у них непродолжительны, и владелец территории всегда побеждает (Davies, 1978). В этом примере стратегия хозяина используется всеми членами популяции. Стратегия голубя часто обнаруживается у животных, обладающих потенциально опасным оружием. Например, у орикса (*Oryx gazell*) (рис. 7.9) очень острые прямые рога, которыми можно нанести смертельные раны. Их можно использовать в защите против хищников, но в схватках друг с другом рога используются чисто ритуальным образом и самец никогда не бьет ими противника в бок. Точно так же у гремучих змей конфликты носят ритуальный характер для демонстрации силы, когда каждая змея пытается прижать противника к земле (рис. 7.10). Они не используют против соперников ядовитые зубы. Стратегия ястреба не универсальна в животном мире, но она может проявляться в конфликтах за ценные ресурсы, такие, как возможность спариваться. У видов, у которых самки труднодоступны или про-

должительность жизни очень невелика, можно ожидать конфликтов со смертельным исходом, потому что результатом этого может быть единственный за всю жизнь шанс внести свой вклад в генофонд будущих поколений. Например, самцы ос-агаонид (*Idarnes*) вступают в смертельные схватки за возможность оплодотворить самок внутри соцветия инжира. У самцов мощные челюсти, и они могут перекусывать других ос пополам. Гамильтон (Hamilton, 1979) обнаружил одно соцветие, в котором было 15 самок, 42 самца, погибших или погибающих от ран, и 12 самцов без каких бы то ни было повреждений. У овцебыков (*Ovibos*) до 10% взрослых самцов за год могут погибать в результате схваток из-за самок (Wilkinson, Shank, 1977). Серьезные ранения могут получать самцы благородных оленей, однако лишь после довольно продолжительной схватки (см. гл. 8).

Таблица 7.2. Конфликты между «ястребами», «голубями» и «хозяевами» (по Maynard Smith, 1976).

Результат подсчитывается, как и в табл. 7.1: победителю +50, раненому — 100, проигравшему 0, за демонстрацию — 10.

Сетка средних результатов для нападающего показана внизу

Нападающий	Противник		
	Ястреб	Голубь	Хозяин
Ястреб	— 25	+ 50	+ 12,5
Голубь	0	+ 15	+ 7,5
Хозяин	— 12,5	+ 32,5	+ 25

Обратите внимание на то, что, когда «хозяин» встречает либо «ястреба», либо «голубя», мы предполагаем, что он побеждает в половине случаев, так как играет роль «ястреба», и проигрывает в половине случаев, т.е. играет роль «голубя». Его результаты, следовательно, это среднее из двух верхних строчек сетки. Если «хозяин» встречает «хозяина», то в половине случаев он побеждает, а в половине случаев, как пришелец, проигрывает. В этом случае за демонстрацию или ранение очки не вычитаются.

7.3. Стратегия роющей осы

Самцы большой золотой роющей осы (*Sphex ichneumoneus*) (рис. 7.11) откладывают яйца в подземные норки, куда они перед этим закладывают длиннорогих кузнечиков, служащих пищей для личинок. Джейн Брокман (Brockmann) тщательно изучила поведение самок этих ос. Она почти непрерывно проводила записи гнездовой активности 68 индивидуально покрашенных самок на трех различных участках на протяжении шести сезонов размножения (Brockmann, Dawkins, 1979). Брокман обнаружила, что самки либо сами роют норку, либо занимают уже готовую. Чтобы вырыть норку, самке требуется в среднем 100 мин. Затем она приносит в эту норку парализованных кузнечиков (процесс, который может занимать несколько дней), откладывает одно яйцо и запечатывает норку. После этого цикл повторяется. Может случиться так (это наблюдается в 5 15% случаев), что ее норку займет другая оса, которая также обеспечивает питанием будущую личинку. Обе осы могут снабжать одну и ту же норку, не имея в это время другой выры-

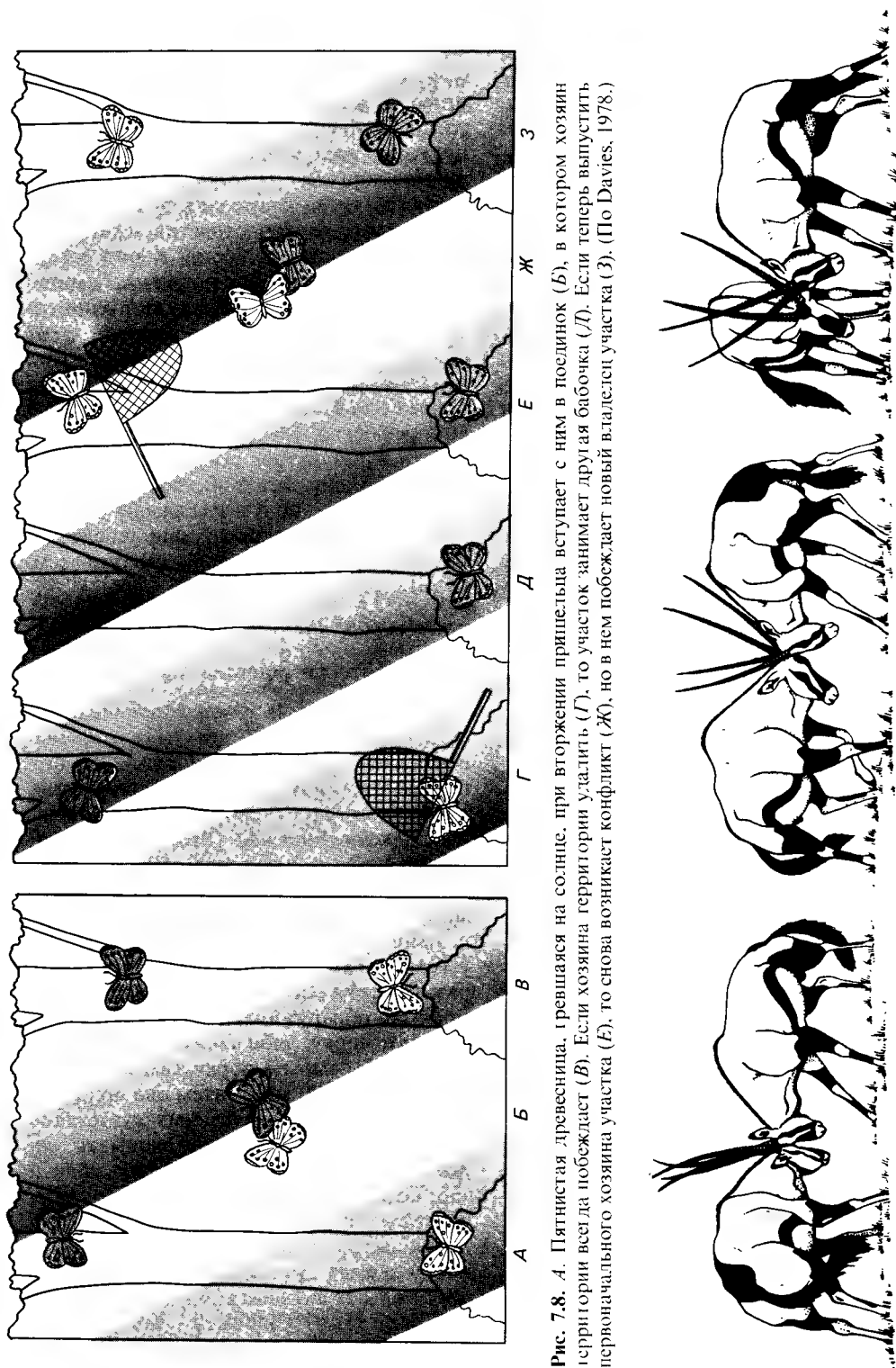


Рис. 7.8. А. Пятнистая древесница, греющаяся на солнце, при вторжении прищельца вступает с ним в поединок (В), в котором хозяин территории всегда побеждает (В). Если хозяин территории улетит (Г), то участок занимает другая бабочка (Д). Если теперь выпустить первоначального хозяина участка (Е), то снова возникает конфликт (Ж), но в нем побеждает новый владелец участка (З). (По Davies, 1978.)



Рис. 7.9. Ритуализованный поединок у орикса (*Oryx gazella*). (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

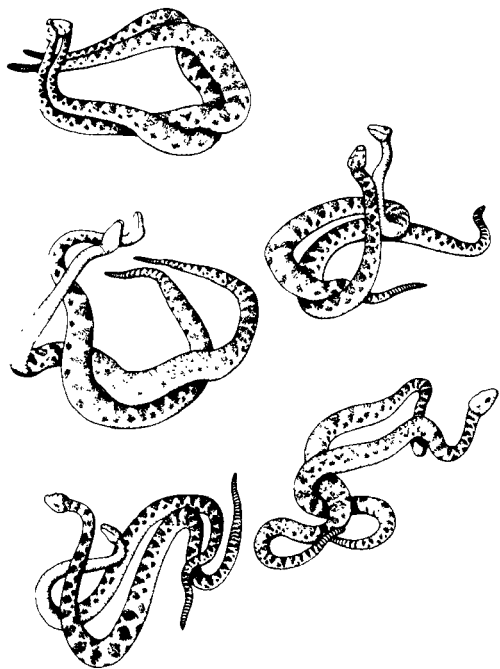


Рис. 7.10. Подвижки гремучей змеи (*Crotalus*) — змеи не кусают друг друга, а каждая пытается прижать другую к земле. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981)

той норки. Поскольку обе осы тратят большую часть времени на охоту, встретиться они могут нескоро. Когда же они наконец встретятся, они вступают в схватку, и одна оса обычно изгоняется. В конечном счете только одна оса откладывает яйцо в подготовленную ячейку.

Для самки осы возможны две стратегии. Она может выкопать собственную норку, но при этом существует небольшой риск, что другая оса попытается ее занять, или она может занять уже готовую норку, не тратя сил на ее выкапывание, но подвергаясь риску быть изгнанной хозяйкой. Наилучшая стратегия будет зависеть от того, какая стратегия принята большинством других самок ос в окрестности. С одной стороны, если почти все другие самки устраивают собственные гнезда, то лучше принять стратегию занимания гнезда, так как в окрестностях будет множество норок, используемых малым количеством ос. С другой стороны, если большинство других ос пользуется стратегией вселения, то конкуренция будет весьма сильна, и в этом случае лучше выкопать собственную норку. Следовательно, ЭСС лежит между этими двумя крайностями.

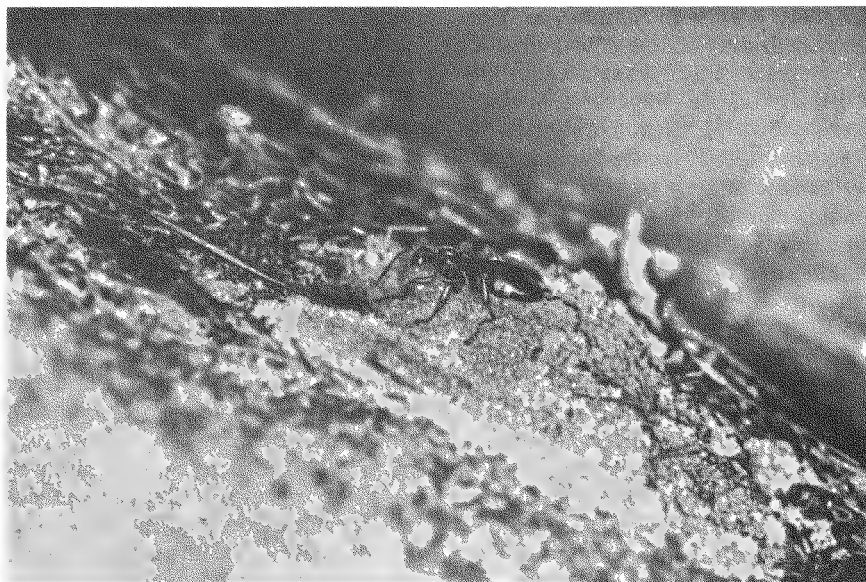


Рис. 7.11. Самка роющей осы (*Sphex ichneumoneus*) у входа в норку. (Фотография Jane Brockmann.)

Можно измерить успех этих двух стратегий числом яиц, отложенных в данный период времени (Brockmann et al., 1979). Роющие осы используют смешанную стратегию, поэтому следует сравнивать не успех отдельных особей, а результаты решений «вселяться» или «копать». На основе допущения, что эти альтернативные решения и составляют смешанную ЭСС, можно предположить, что число отложенных за единицу времени яиц будет одинаковым, независимо от решения осы — вселяться в уже готовую норку или копать собственную. Данные проведенных наблюдений (Brockmann et al., 1979) позволяют сказать, что успех одинаков при всех возможных последствиях этих двух решений (рис. 7.12). Подсчет числа отложенных яиц не выявил каких-либо значительных различий между этими двумя стратегиями. Такое заключение подтверждает гипотезу, что «вселение» и «выкапывание» суть компоненты смешанной ЭСС.

Как мы уже знаем, если две самки занимают одну норку, схватка между ними обычно бывает неизбежна. Они становятся «на дыбы», наносят удары раскрытыми жвалами и борются друг с другом. Схватка продолжается от 2 до 16 мин и кончается, когда побежденная оса покидает поле боя. В 18 из 23 наблюдавшихся случаев побежденная оса не возвращалась к гнезду, тогда как в 5 случаях она возвращалась много часов спустя (Dawkins, Brockmann, 1980). Наградой победителю служит возможность использования норы, но ее ценность зависит от количества кузнечиков, лежащих там. Норка, в которой находятся четыре кузнечика, готова для откладывания в нее яиц, и за нее стоит сражаться. Норка, в которой нет кузнечиков, все же стоит некоторых усилий, так как победитель сберегает энергию, необходимую для выкапывания новой норки. Исходя из этого, можно было бы ожидать, что каждая оса сражается с такой силой, которая зависит от награды за победу. Не стоит очень настойчиво сражаться за пустую норку, поскольку усилия и риск в сумме превышают усилия и риск, которые потребовались бы для выкапывания новой норки.

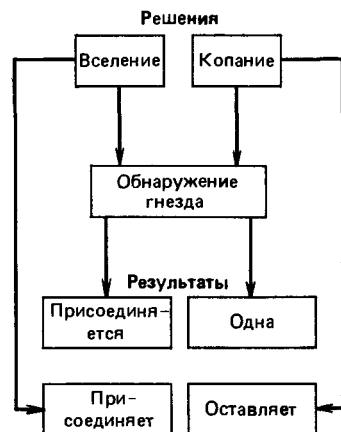


Рис. 7.12. Смешенная стратегия самки роющей осы. На рисунке показаны последствия решений копать новую норку или вселиться в уже готовую. Выкопанную норку иногда приходится оставить, или же в ней может обосноваться другая оса. При вселении в уже готовую норку оса может столкнуться с другой осой или же к ней может вселиться другая оса. (По Jane Brockmann.)

Проблема заключается в том, что ситуация одинакова для обеих ос. Если обе осы знают, сколько кузнечиков лежит в норке, то можно ожидать, что они будут сражаться с одинаковой силой. Будет ли такая ситуация эволюционно стабильной? Доукинс и Брокман (Dawkins, Brockmann, 1980) считают, что не будет. Если норка стоящая, обе осы будут сражаться в течение долгого времени, но и уступят примерно в одно время, причем победитель определится случайным образом. За менее стоящую норку схватка будет короче, но обе ее участницы все же будут нести соответствующие затраты. Такая ситуация может иметь место в игровой стратегии: «В половине случаев эти встречи закончатся тотчас же без схватки; в оставшейся половине они будут продолжаться в течение какого-то времени, пока одна из соперниц не отступит» (Dawkins, Brockmann, 1980). В популяции, где преобладают «разумные» осы, сражающиеся в соответствии с общей ценностью норки, игрок окажется в выигрыше, поскольку будет побеждать в среднем в половине схваток, но ничем не будет платить за проиг-

ранние встречи. Однако чисто игровая стратегия, по-видимому, не будет ЭСС.

Доукинс и Брокман проанализировали обстоятельства, соответствующие наблюдавшимся схваткам между двумя осами. Для каждой из 23 схваток они установили: 1) продолжительность схватки; 2) какая оса копает норку; 3) в течение какого времени каждая оса связана с гнездом; 4) какая оса крупнее; 5) сколько кузнечиков каждая оса закладывает в гнездо; 6) какая оса побеждает. Оказалось, что победитель не обязательно крупнее, или что он выкапывает норку, или что он был последним в норке. Одиннадцать ос сражались более одного раза, однако не было выявлено какого-либо достоверного индивидуального влияния на распределение победителей и проигравших. Доукинс и Брокман обнаружили, что осы, заложившие в гнездо наибольшее число кузнечиков, чаще были победительницами (рис. 7.13). Такой результат удивителен, поскольку он представляет собой типичный пример так называемого «конкорд-эффекта» (см. Dawkins, Carlisle, 1976), т. е. поведение в будущем определяется на основе прошлых вложений, а не перспектив в будущем. Как хорошо известно, решения относительно самолета «Конкорд» были основаны на этих соображениях, однако едва ли можно ожидать, что естественный отбор действует таким же способом (Dawkins, 1976).

Продолжительность схватки в высокой степени коррелирует и с числом кузнечиков, запасенных побежденным. Схватка кончается, когда проигравший перестает сопротивляться, поэтому он в конечном счете и определяет продолжительность борьбы. Доукинс и Брокман убедительно показали, что время, когда проигравший прекращает схватку, определяется степенью его вклада в гнездо. Это также пример «конкорд-эффекта». Наилучшей

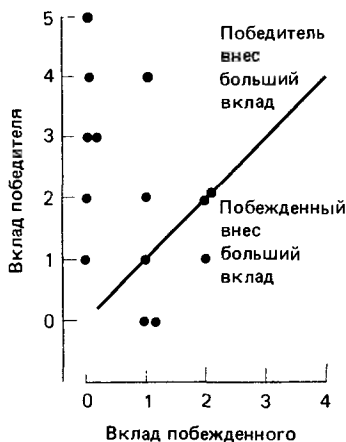


Рис. 7.13. Число кузнечиков, заложенных в норку победителем в поединке между самками роющей осы, по отношению к числу кузнечиков, заложенному побежденным. (По Dawkins, Brockmann, 1980.)

стратегией всегда будет являться стратегия, которая основывается на ожидании будущего результата, но самка роющей осы, по-видимому, этого не знает.

Очевидно, что осы не могут оценивать содержимое норки, но способность к этому, вероятно, могла бы отбираться в эволюции. Они могут подсчитать, сколько кузнечиков уже поймано, однако неясно, каким образом они это делают. Как мы уже видели, наилучшая стратегия для особи сражаться с усилием, пропорциональным общему числу кузнечиков в гнезде, хотя это, возможно, и не ЭСС. Отнюдь не очевидно, что «стратегия конкорд» обязательно является наиболее вероятной ЭСС. Доукинс и Брокман просто предположили, что это она и есть. Однако они все же установили важный принцип в эволюционной теории: стратегия, которая является наилучшей для особи, не обязательно будет отбираться в эволюции, поскольку она может не быть эволюционно стабильной стратегией.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Эволюционные стратегии - пассивный результат действия естественного отбора; эти стратегии выражаются в определенном образе действий и используются генами, чтобы увеличить свое число за счет других генов.
2. Эволюционно стабильная стратегия (ЭСС) - это стратегия, которая возникла в процессе эволюции и которую нельзя улучшить какой-либо другой возможной стратегией при условии, что достаточно большая часть популяции принимает эту стратегию. В том случае, если наилучшая стратегия для особи зависит от стратегий, принятых другими членами популяции, результирующей ЭСС может быть смешанная стратегия.

Рекомендуемая литература

- Edmunds M.* (1974). *Defence in Animals*, Longman, Harlow.
- Parker G. A.* (1984). Evolutionary stable strategies. In: *Krebs J. R. Davies N. B. (eds) Behavioural Ecology*, 2nd edn, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Эволюция и социальное поведение

В этой части мы рассмотрим, каким образом с помощью эволюционной теории можно объяснить социальное поведение животных. Гл. 8 представляет собой введение в теорию полового отбора, как ее представлял себе Дарвин. Она дает необходимую подготовку для понимания половой стратегии и ее воздействия на социальное поведение. Гл. 9 посвящена альтруизму в понятиях отбора родичей и взаимному альтруизму, а также сотрудничеству среди животных. В гл. 10 обсуждаются половые стратегии и их влияние на эволюцию систем размножения и на социальную организацию в общем. Цель этого раздела заложить основы для современного приложения эволюционной теории и подготовить читателя к дальнейшему чтению литературы по социобиологии.

Сэр Рональд Фишер (1890–1962)



С разрешения хранителя Национальной портретной галереи.

Рональд Айлмер Фишер родился в Лондоне в семье преуспевающих бизнесменов. В детстве он рано достиг успехов в науках, особенно в математике. В 1909 г. после посещения школы Харроу он поступил в Кембриджский университет, где изучал математику. Однако он живо интересовался и биологией, особенно генетикой. Он был известным членом Общества евгеники Кембриджского университета и сохранил этот интерес на протяжении всей жизни. По окончании университета Фишер стал заниматься статистикой в Лондоне. Когда в 1914 г. началась война, он хотел идти добровольцем в действующую армию, однако получил отказ из-за слабого зрения. Он стал школьным учителем и преподавал физику и математику в разных школах. Именно в этот период он начал разрабатывать важные проблемы статистики и эволюционной теории. Например, он взялся за решение проблемы согласования дискретной природы менделевской генетики с непрерывным изменением некоторых признаков (таких, как рост у человека). Господствующее мнение заключалось в том, что эти признаки являются результатом слитного, а не менделевского наследования. В статье, опубликованной в 1918 г., Фишер показал, что биометрические результаты логически вытекают из законов Менделя в случаях, когда пары генов определяют рассматриваемый признак. После войны Фишер занял должность статистика на Ротхамстед-

ской экспериментальной станции, где он работал в течение 14 лет и внес большой вклад в развитие статистики, биометрии и методов экспериментальных расчетов. В 1929 г. он был избран членом Королевского общества за работы в области статистики.

В период работы на Ротхамстедской станции, Фишер дома разрабатывал различные программы, включая генетические. Он осуществил ряд важных работ по генетике, евгенике и эволюционной теории, нашедших завершение в его большой работе «Генетическая теория естественного отбора», опубликованной в 1930 г. В этой работе Фишер свел воедино предмет генетики и эволюции путем естественного отбора и изложил свою фундаментальную теорему: скорость возрастания приспособленности любого организма в любое время равна генотипическому разнообразию его приспособленности в то же время. Фишер утверждал, что, поскольку разнообразие в популяции поддерживается мутациями, скорость появления мутаций определяет скорость эволюции, тогда как естественный отбор определяет ее направление.

Многие формулировки Фишера не были полностью объяснены им и некоторые не были вполне поняты его коллегами-генетиками. Некоторые были независимо переоткрыты позднее. О Фишере говорят, что он был генетиком с таким даром предвидения, что гениальность его заключений не раскрыта до сих пор. Как мы увидим далее, Фишер предвосхитил некоторые фундаментальные идеи современной социобиологии.

В 1922 г. Фишер был избран на кафедру евгеники Университетского колледжа в Лондоне. В 1949 г. он стал бальфурским профессором генетики в Кембридже, в 1952 г. был возведен в рыцарское достоинство. Фишер удалился от дел в 1957 г. и умер в Аделаиде (Австралия) в 1962 г.

8. Половой отбор

В 1871 г. Дарвин опубликовал работу «Происхождение человека», где рассматривается половой отбор, на который он ссылался в «Происхождении видов» (1859) как на форму естественного отбора. Согласно Дарвину (1871), половой отбор зависит от преимуществ, которые определенные особи получают перед другими особями того же пола и вида, причем эти преимущества касаются только размножения. Дарвин доказывает, что окончательный выбор полового партнера делают самки и что особые украшения и способы ухаживания самцов служат им «не для того, чтобы быть лучше приспособленными к выживанию в борьбе за существование, а для того, чтобы получить преимущество перед другими самцами, и эти признаки они передают потомкам исключительно мужского пола». Дарвин обнаружил, что существуют два пути, с помощью которых самец может получить преимущество перед другими самцами.

Во-первых, они могут конкурировать непосредственно друг с другом в поединках или каких-либо других формах ритуального противоборства, теперь это называется *внутриполовым отбором* (отбором внутри пола).

Во-вторых, самцы могут соперничать опосредованно, привлекая самок особыми демонстрациями и украшениями; это так называемый *межполовой отбор* (отбор между полами).

Эти два типа отбора могут действовать в одно и то же время, но в этой главе мы будем рассматривать их по отдельности.

8.1. Внутриполовой отбор (соперничество самцов)

Прямое соперничество можно видеть у самцов благородного оленя (*Cervus elaphus*) – вида, аборигенного для Европы и обычного в Шотландии. Рога благородные олени меняют каждый год, и осенью во время гона самцы вызывают друг друга на поединок за обладание самками, у которых нет рогов и которых победившие самцы собирают в гаремы. Самки практически лишены возможности выбирать половых партнеров, поскольку самцы защищают свои гаремы от потенциальных соперников. Клаттон-Брок, и его коллеги провели тщательное исследование этого вида на острове Рам. Самцы вызывают друг друга на поединок ревом (Clutton-Brock, Albon, 1979); сначала звуки издаются нечасто, а затем частота их увеличивается. Тот, кто вызывает, обычно отступает, если владелец гарема ревет чаще. Полагают, что эти соревнования в реве позволяют самцам оценивать друг друга, так как самец должен быть в хорошей форме, чтобы хорошо реветь. Если вызывающий самец способен соревноваться в реве с владельцем гарема, они сближаются и начинают ходить друг перед другом, что позволяет соперникам лучше оценить друг друга, особенно размеры тела. Множество встреч кончается на этой стадии, но некоторые переходят в собственно поединок. Олени сцепляют рога и толкают друг друга. Эта схватка довольно опасна, и каждый самец примерно в 25% случаев бывает серьезно ранен во время поединка.



Рис. 8.1. Увеличение размеров тела в брачных демонстрациях у сиамской бойцовой рыбки (*Betta splendens*) и фрегата (*Fregata magnificans*). (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

Обычно более крупный самец побеждает, однако, если один из соперников ослаблен предыдущим ранением или измотан гоним, его может вытеснить более молодой самец.

У старшего, более крупного самца обычно и рога больше, и это дает ему преимущество в поединке. Однако кроме этого преимущества рога не дают почти ничего, что способствовало бы выживанию. Поскольку у оленей рога полностью развиваются только к брачному сезону, а у оленей они не отрастают совсем, представляется маловероятным, чтобы они были важны для защиты от хищников. Кроме того, для их роста оленю каждый год требуется большое количество таких веществ, как соли кальция и фосфора, поэтому отрастание рогов ложится тяжелым бременем на обмен веществ оленя. Представляется вероятным, следовательно, что по крайней мере в отношении рогов преимущества при внутривидовом отборе перевешивают давление естественного отбора.

Соперничество между двумя самцами включает как схватку, так и оценку друг друга. Схватка рискованна, поскольку животные могут ранить друг друга; к тому же она отвлекает животное от проявления других важных видов поведения. Например, пока владелец гарема сражается, другие самцы могут увести некоторых из его неохраняемых самок. Хотя победа в схватке может дать значительные преимущества, они могут быть сведены на нет риском лишиться самок или будущего боевого потенциала. Поэтому неудивительно, что естественный отбор привел к эволюции способов оценки боевого потенциала соперников. Немного смысла ввязываться в драку, в которой определенно будешь бит, и животные, которые избегают ненужных драк, будут иметь эволюционное преимущество. Вопрос оценки прямо связан с половым отбором и заслуживает здесь особого обсуждения.

Один способ оценить вероятность того, что соперник выиграет схватку, — это найти непосредственные свидетельства боевых возможностей соперника — таких, как размеры тела и оружие. Это может показаться достаточно простым. Однако естественный отбор может благоприятствовать обманщикам. Если животное искусственно преувеличивает, например, размеры тела, то это может заставить соперника отказаться от схватки. На рис. 8.1 показаны некоторые примеры этого. Таким же образом естественный отбор может благоприятствовать увеличению размеров оружия за границы его полезности. Например, у вымершего гигантского оленя (*Megaloceros giganteus*), который жил в Европе во время ледникового периода, рога достигали более 3 м в размахе (рис. 8.2). Некоторые ученые (например, Gould, 1978) считают, что эти животные вымерли потому, что внутривидовые преимущества их больших рогов были сведены на нет потерями с точки зрения естественного отбора, поскольку эти рога, вероятно, должны были отрастать заново каждый год, а когда климат стал холоднее и пищевые ресурсы стали скудными, олени не смогли вынести непомерно больших затрат.

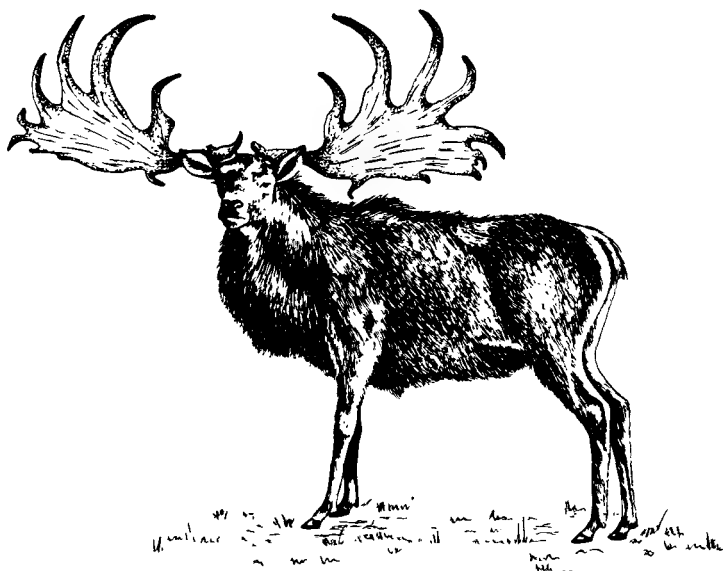


Рис. 8.2. Вымерший гигантский олень *Megaloceros giganteus*.

Один из способов для самца обойти возможные обманы основывать свою оценку на тех признаках, которые хорошо коррелируют с действительными размерами тела и физическим состоянием, таким, как рев благородного оленя, упоминавшийся ранее. Точно так же два самца могут участвовать в ритуальных испытаниях силы, которые не приводят к настоящей схватке и ранениям. Такие поединки характерны для многих видов. Например, некоторые жуки ограничиваются тем, что толкают друг друга, при этом обычно побеждает более крупный из них. Буйволы (Sinclair, 1977) и снежные бараны (Geist, 1971) атакуют друг друга и с грохотом бьются лбами в ритуальном испытании силы (рис. 8.3). Дарвин считал, что эволюция оружия у видов, где оно имеется только у самцов, происходит благодаря его полезности в поединках с соперниками. Однако некоторые биологи придерживаются точки зрения, что эффективность этого оружия в основном психологическая и оно служит для угроз и устранения соперников.

Один из путей определения вероятности того, что соперник выиграет поединок,

это оценка его агрессивной мотивации или стремление к атаке. Например, у многих животных изменяется поза, что отражает их мотивационное состояние. На рис. 8.4 показано, что поза серого гуся (*Anser anser*) в агрессивном состоянии почти противоположна позе испуганного гуся. Исследования показали, что другие гуси этого вида узнают эти сигналы и реагируют на них соответствующим образом (Fischer, 1965). Как мы увидим в гл. 22, явные демонстрации эмоций широко распространены среди животных.

Однако такие демонстрационные позы ставят перед эволюционистом вопрос, на который трудно ответить; почему естественный отбор не благоприятствует обману. Казалось бы, что гусь, который принимает позу, показывающую высокий уровень агрессивности, имеет преимущество перед соперниками, даже если он и слабый боец. Такое вводящее в заблуждение поведение передавалось бы следующему поколению в большей степени, чем правдивое поведение, поэтому доля обманщиков в популяции возрастала бы. Однако в какой-то момент эти сигналы обесценились бы, поскольку они уже не несли бы в

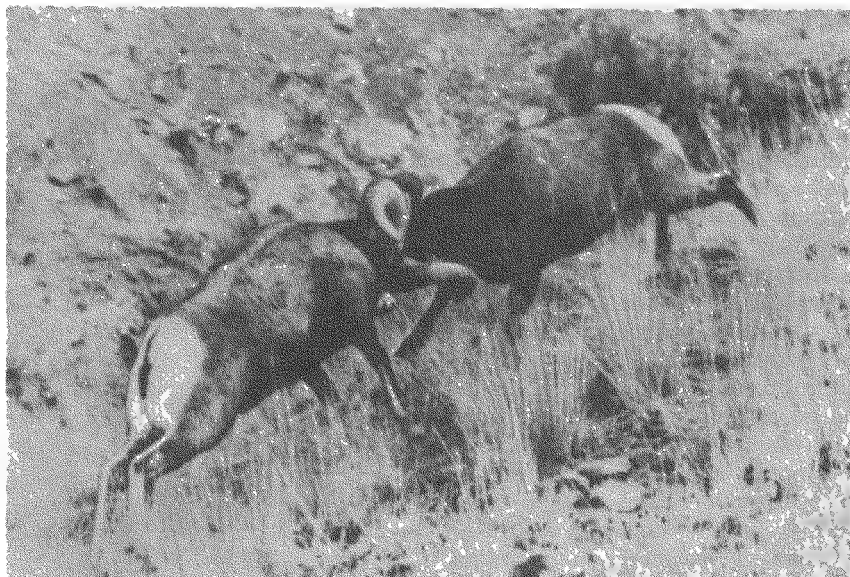


Рис. 8.3. Два самца снежного барана в поединке за самок. (Фотография Lee Rue; с разрешения Frank Lane Picture Agency.)

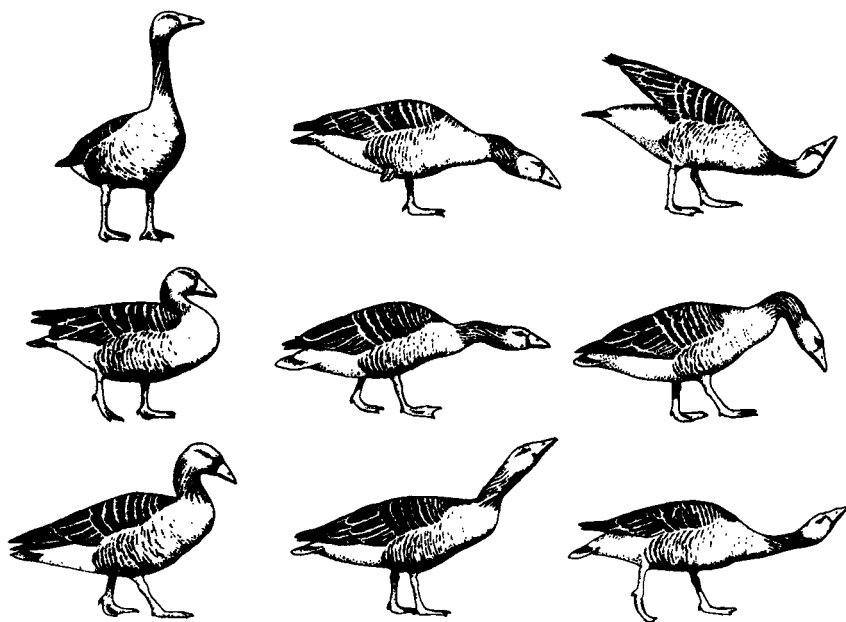


Рис. 8.4. Позы угрозы у серого гуся (*Anser anser*). От позы «вольно» в нижнем левом углу рисунка компоненты страха становятся сильнее по направлению вверх, а агрессивность нарастает по направлению вправо. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

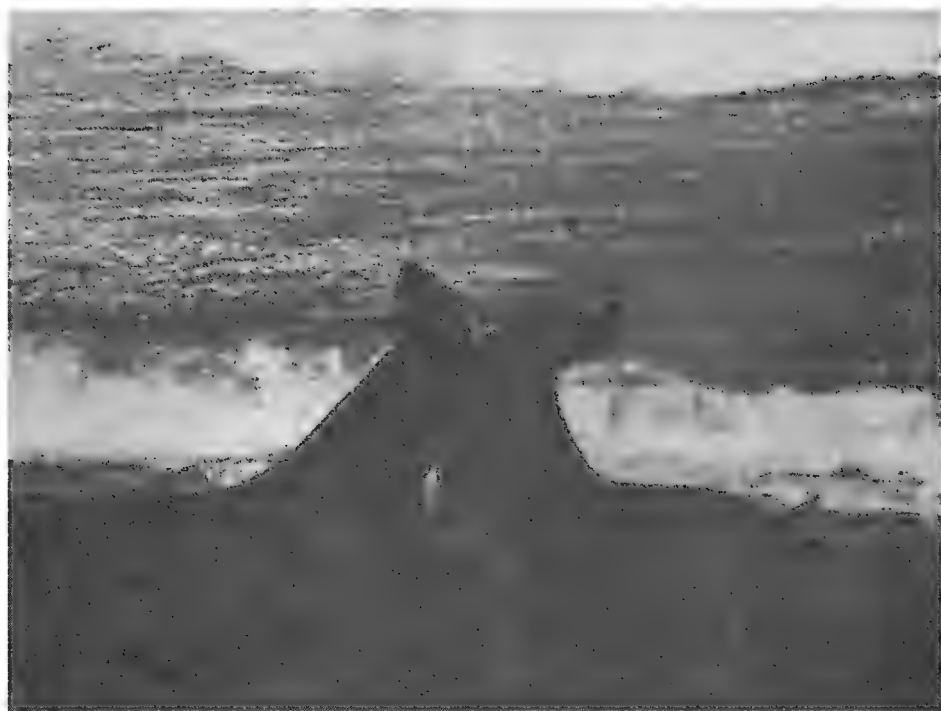


Рис. 8.5. Поединок двух морских слонов (фотография Le Boeuf.)

себе полезной информации, так как в популяции стало бы слишком много обманщиков. К этой проблеме мы вернемся в гл. 22 при обсуждении коммуникации животных.

Хотя результат внутривидового отбора в основном определяется соперничеством самцов, это соперничество не всегда определяется самками. Например, у морских слонов (*Mirounga angustirostris*) самцы соперничают весьма интенсивно и часто дерутся (рис. 8.5). Когда самец пытается спариться с самкой, она громко протестует, привлекая таким образом внимание других самцов, находящихся неподалеку, и они стараются помешать этому (Сох, Le Boeuf, 1977). Вероятно, самцу удается успешно спариться только в том случае, если он доминирует и может отогнать соперников. Самка своими протестами усиливает конкуренцию между самцами и обеспечивает себе самого сильного. Таким образом, хотя самка и не делает прямого выбора, ее поведение опосредо-

ванно приводит к такому результату. Если самка не протестует, то невелика вероятность того, что копуляция будет прервана, и в этом случае у самцов более низкого ранга будет больше шансов на успех.

8.2. Межполовой отбор (выбор самок)

Дарвин утверждал, что преимущество поведения, эволюционировавшего посредством полового отбора, заключается главным образом в удовлетворении выбора самок. Однако он не объяснял, почему такое предпочтение самок возрастало или поддерживалось внутри популяции. Существует много примеров, когда украшения самцов и их поведение при ухаживании эволюционировали в результате полового отбора (рис. 8.6). Самцы, которые добивались большего успеха в привлечении самок благодаря особым признакам, по-видимому, становились отцами большего числа потомков, чем менее привле-



Рис. 8.6. Самец и самка африканской райской птицы (*Vidua paradisaea*). По окончании брачного сезона оперение самца становится похожим на оперение самки. (По Halliday, 1980.)

кательные самцы, и таким образом передавали свои признаки следующему поколению. Ясно, как самцы получали преимущество, приобретая привлекательные черты, но трудно сказать, почему самки должны были получать преимущество, выбирая самцов с признаками, безразлич-

ными для выживания и даже, возможно, невыгодными с точки зрения естественного отбора. Например, отрастание огромного хвоста у павлина (*Pavo cristatus*) требует больших затрат как питательных веществ, так и энергии. Он громоздок и, вероятно, мешает спастись от хищников, иными словами, это — помеха. Почему же тогда самки павлина не предпочитают спариваться с самцами, у которых меньше груз, препятствующий выживанию?

Захави (Zahavi, 1975) предположил, что самки предпочитают именно самцов с помехами, потому что наличие их предполагает, что они — сильные особи. Такая помеха — это реклама качества самца. Если павлин выживает, несмотря на затруднения, чинимые его огромным хвостом, он, следовательно, стоящий самец и его хорошие качества будут переданы следующему поколению. Это предположение критиковали (например, Halliday, 1978; Maynard Smith, 1976), поскольку даже самая небольшая помеха, если она наследуется, перекладывает ношу на следующие поколения, что перевешивает любые возможные связанные с ней преимущества. Самки, возможно, поступают правильно, выбирая самцов, выживших, несмотря на ранения или другие ненаследуемые помехи, хотя это не может объяснить эволюцию украшений самцов. Принцип помехи может работать в тех случаях, когда привлекательные признаки самца не закрепляются генетически, хотя прямо указывают на качество самца (Zahavi, 1977; Halliday, 1978). Однако такое допущение может объяснить лишь несколько из многочисленных примеров полового отбора.

Фишер (Fischer, 1930) предложил наиболее популярное объяснение межполового отбора. Он обратил внимание на то, что самки, которые спариваются с привлекательными самцами, по-видимому, будут иметь и привлекательных сыновей при условии, что привлекающие признаки наследуются. Эти сыновья в свою очередь будут успешно привлекать самок и размножаться. Поэтому у любой самки, выбравшей полового партнера из-за его сексуальной привлекательности, вероятно, будет больше внуков, чем у самки,

которая спаривается с менее привлекательным самцом. На самом деле не важно, какой признак привлекателен для самки, при условии, что он не слишком противоречит естественному отбору. Фишер предположил, что первоначально самки привлекаются признаками самцов, важными для выживания, и что эти признаки непомерно развиваются в процессе эволюции благодаря действию межполового отбора. Например, самки птиц, возможно, оказывают предпочтение самцам с хорошо развитым оперением, поскольку это не только непосредственно важно для выживания, так как улучшает летательные способности, но и потому, что самец может позволить себе тратить время на поддержание оперения в хорошем состоянии. Если такое предпочтение самок закрепилось в популяции, почти любой решающей признак оперения может гипертрофироваться и эволюционировать в «сверхоперение», не связанное с выживанием отдельного самца. Фишер признавал, что взаимодействие привлекательности самцов и предпочтения самок должны привести к ускорению эволюции конкретной формы, что в конечном счете обычно проверяется естественным отбором.

Дарвин считал, что самка выбирает полового партнера, тогда как самцы соревнуются, стараясь привлечь ее внимание. Это обычно справедливо в отношении всего царства животных, однако имеются и исключения. Обычно самка вносит наибольший вклад в процесс размножения. Она обеспечивает развивающихся зародышей питанием и может посвящать большую часть своего времени заботе о детенышах. Можно ожидать, что перед тем, как сделать такой большой вклад, самка предпримет определенные меры предосторожности. В особенности важно, чтобы она спарилась с самцом своего вида, который способен в полной мере выполнить свои функции и обеспечить ее потомков ценными для выживания признаками.

Однако у некоторых видов значительный вклад в размножение вносят самцы. У трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*), например, самец определяет территорию, которую защищает от других сам-

цов. Он строит гнездо и ухаживает за каждой зрелой самкой, которая заплывает на его территорию. Если самка откладывает в гнездо икру, то самец оплодотворяет ее и затем энергично изгоняет эту самку со своей территории. Забота об икре и молоди целиком лежит на самце. Хотя между самцами и существует конкуренция за территорию и самок, они выбирают, каких самок пускать на свою территорию. Только самкам, готовым к метанию икры, разрешается приблизиться к гнезду. Таким образом, выбор полового партнера частично принадлежит самцу. Однако для самца важнее всего защита от набегов других самцов, старающихся украсть икру и разрушить гнездо (Wootton, 1976). Таким образом, любая ошибка при определении, кто вторгся на его территорию, может иметь для самца серьезные последствия. Самка колюшки также может производить выбор, и некоторыми исследователями показано, что самки предпочитают откладывать икру в гнезда самцов, где она уже есть (Ridley, Rechten, 1981).

8.3. Половой диморфизм

Дарвин (1871) был убежден, что различия между полами (половой диморфизм) это результат полового отбора.

«Существует множество других органов и инстинктов [у самцов], которые, должно быть, развиваются благодаря половому отбору, такие, как оружие нападения и средства защиты самцов во время их поединков и преследования соперников, их храбрость и драчливость, их различные украшения, их изобретательность при производстве сигналов голосом или с помощью различных приспособлений, их железы для выделения пахучих веществ, большая часть этих органов служит только для привлечения или возбуждения самки. Понятно, что эти признаки являются результатом полового а не обычного отбора, поскольку невооруженный, неукрашенный или непривлекательный самец так же преуспевал бы в битве за жизнь и в оставлении многочисленного потомства, но не в присутствии богатого наделенных самцов. Мы можем сделать вывод, что это происходит случайно, потому что самки, которые невооружены и неукрашены, приспособлены к выживанию и продолжению рода».

В случае межполового отбора нам, очевидно, следует ожидать, что представители разных полов будут различаться по морфологии и поведению. Как мы видели, соперничество самцов приводит к отбору таких признаков, как большие размеры тела, оружие и агрессивность, которые помогают их обладателям в конкуренции за самок, меньших, чем самцы, по размерам, менее агрессивных и невооруженных.

В случае межполового отбора довод Дарвина заключается в том, что у самцов развиваются особые украшения и поведение, которые привлекают самок и которые поэтому сохраняются благодаря половому отбору. Поскольку самцы конкурируют за благосклонность самок, самки могут выбирать из примерно равноценных самцов, и поэтому самки не подвергаются селективному давлению на половую привлекательность. Хотя некоторые виды дают хорошие примеры таких доводов (см. рис. 8.6), ряд вопросов все еще ждет ответа. Почему половой диморфизм обычен у моногамных видов, которыми является большинство птиц и у которых возможности для самок выбирать полового партнера жестко ограничены по сравнению с полигамными видами? В какой степени половой диморфизм определяется половым отбором и в какой степени — естественным отбором?

Со времени Дарвина на эти вопросы пытаются найти ответы. Однако в последнее время подход изменился. Вместо попыток объяснить различия между полами половым или естественным отбором мы можем предположить, что признаки пола в значительной степени асимметричны, и тогда искать эволюционные последствия, вытекающие из этого основного факта.

Основной признак полового размножения состоит в том, что оно включает в себя слияние двух гамет, которые образуют зиготу, а из нее развивается новая особь. Гаметы образуются у отца и матери и обычно имеют форму маленького спермия и крупного яйца. Можно представить, что исходно гаметы были одного размера, как у некоторых простейших, таких, как *Paramecium*. На ранних стадиях эволюции в размерах гамет, вероятно,

имелось генетическое разнообразие, и тогда большие гаметы продуцировали большие зиготы, у которых шансы выжить были лучше вследствие большего запаса питательных веществ. Поэтому можно ожидать, что естественный отбор благоприятствовал большим гаметам. Если это действительно имело место, то немедленно начался отбор маленьких гамет, которые находили больших партнеров и сливались с ними, по существу паразитируя на их запасах питательных веществ. Таким образом, маленькие гаметы выживали, если только они становились очень подвижными и могли выбирать между крупными и мелкими партнерами. Эта теория эволюционного происхождения яйца и спермии, впервые предложенная Паркером и др. (Parker et al., 1972), широко принята как объяснение того факта, что по существу все современные животные, размножающиеся половым путем, производят яйца и спермии (Krebs, Davies, 1981).

У самцов образуется много маленьких спермиев, а самки продуцируют большие яйца в относительно малом количестве. Хотя и то и другое, возможно, требует приблизительно одинаковых энергетических затрат, разница в количестве гамет означает, что спермии должны конкурировать за возможность оплодотворить яйцо. Самец может повысить успех размножения, оплодотворяя много самок, с относительно небольшими затратами на каждую самку. Успех размножения самки при этом зависит от числа и жизнеспособности яиц, которые она производит. Самка может придерживаться стратегии производства большого числа яиц, вкладывая немного в каждое и откладывая их в условиях, в которых по крайней мере у некоторых есть шанс быть оплодотворенными и в конечном счете выжить. Другой путь — производить меньше яиц и вносить больший вклад в каждое яйцо, таким образом увеличивая шанс каждого выжить, и в этом случае можно ожидать, что самка будет очень осмотрительно выбирать себе партнера, так как она слишком много потеряет при неудовлетворительном партнерстве. В мире животных можно обнаружить оба крайних типа этих

стратегий. Однако большинство видов придерживаются какого-либо промежуточного типа, при этом наилучшая стратегия для вида определяется в основном его экологическим окружением. Трайверс (Trivers, 1972) первым связал половое соперничество с размерами затрат на воспроизведение потомства. Он использовал термин *родительский вклад*, чтобы количественно оценить необходимое время и ресурсы, затрачиваемые на выращивание каждого потомка. Трайверс говорил, что «там, где один пол вкладывает значительно больше, чем другой, представители последнего будут конкурировать между собой за возможность спариваться с представителями первого». Острота конкуренции зависит, однако, от ряда факторов. Многое, очевидно, зависит от относительного числа самцов и самок, готовых к размножению, которое в свою очередь зависит от соотношения самцов и самок в популяции (соотношения полов) и всей системы размножения, типичной для данного вида. В гл. 10 показано, что типы систем размножения и родительской заботы тесно связаны. Соотношение полов внутри популяции обычно 1:1 и определяется эволюционными причинами, которые впервые сформулировал Фишер (Fischer, 1930).

Мы видели, что половой диморфизм может усиливаться в результате отбора способности самцов привлекать самок и конкурировать с соперниками. Однако существует ряд других путей, по которым могли эволюционировать различия между полами. У видов, дающих небольшое потомство, на выращивание которого они затрачивают значительные усилия и время, самки могут иметь особые приспособления, связанные с заботой о детенышах. Самки млекопитающих дают очевидный пример этого, поскольку у них развиты не только специальные приспособления, позволяющие сохранять развивающиеся зародыши внутри тела и кормить новорожденных молоком, но и развито в совершенстве материнское поведение. Самцы млекопитающих не в состоянии проявлять такую родительскую заботу, которая свойственна самкам. Поэтому неизбежно различны роли, играемые каждым роди-

телем в размножении. Такие различия способствуют усилению полового диморфизма, так как самцы и самки оказываются адаптированными к соответствующей роли благодаря действию естественного отбора.

Большинство птиц моногамны, и возможностей для полового отбора у них немного. Теоретически, половой отбор должен иметь у них небольшое значение, хотя у многих таких видов половой диморфизм хорошо выражен (Selander, 1972). Считают, что эти различия определяются экологией питания. У всеядных видов, таких, как домовый воробей (*Passer domesticus*), самка и самец не различаются по величине клюва и размерам черепа, поскольку это связано с перекрыванием типов пищи, используемой обоими полами. Но что касается пищевой специализации, то конкуренция между полами может уменьшиться, если состав кормов у них будет разный. Это было бы преимуществом у размножающихся пар с ограниченной территорией. Таким образом, морфологические различия между полами могут быть результатом различий в адаптациях, связанных с питанием. У большинства моногамных птиц самцы немного больше самок. Предполагается, что это различие должно определяться социальным доминированием, но оно может быть связано и с экологией питания. Например, в Британии типичный самец серебристой чайки весит около 1500 г, а самка — около 1200 г. У самца и клюв больше. Во время насиживания самцы чаще, чем самки, участвуют в территориальных конфликтах. Они стремятся и питаться в местах, где размеры тела являются преимуществом. Так, самцы часто добывают пропитание на мусорных свалках, где пища сконцентрирована и где среди птиц часты конфликты. Самки предпочитают мидиевые банки и пастбища, где пищевые объекты рассеяны и где практически нет агрессивных стычек из-за пищи. Обязанности по насиживанию яиц у серебристых чаек разделены, но у многих других птиц за выведение птенцов ответственно одна самка. У таких видов самки часто имеют маскировочную окраску, тогда как самец окрашен ярче. У гнездящихся в норах

моногамных уток самки обычно гораздо меньше самцов. Самка этого вида одна насиживает яйца, поэтому совершенно очевидна полезность в выборе для гнезда норы с узким входом как защита от хищников (Bergman, 1965). Таким образом, естественный отбор, способствуя развитию полового диморфизма, может действовать множеством различных способов.

8.4. Половой отбор у человека

Дарвин (1871) признавал, что у представителей различных человеческих рас имеются значительные сходства и различия. «Хотя существующие расы человека различаются во многих отношениях... все же, если рассматривать их организацию в целом, обнаружится сильное сходство по целому ряду признаков». Однако Дарвин считал, что эти различия создают своего рода проблему, и «чувствовал, что заходит в тупик во всех попытках объяснить различия между расами человека». Он склонялся к мнению, что естественный отбор имел при этом небольшое значение потому, что «мы тотчас встречаем возражение, что лишь выгодные изменения могут сохраняться таким образом», тогда как «ни одно из внешних различий между расами человека не имеет для него непосредственного или специфического значения... Что касается меня, то я считаю, что из всех причин, которые привели к различиям во внешних признаках между расами человека и до некоторой степени между человеком и животными, половой отбор оказался наиболее эффективным». Таким образом, с точки зрения Дарвина, половой отбор в эволюции различий между расами человека играл более важную роль, чем естественный отбор.

Дарвин, вероятно, недооценивал важность естественного отбора, особенно в отношении адаптаций человека к разному климату. Люди, которые населяют жаркие районы с повышенной инсоляцией, обычно темнее тех, кто живет в холодных условиях, и у них обычно более длинные и тонкие конечности. У обитателей холодных областей носовые проходы уже, что помогает уменьшить потери тепла из легких. У эскимосов и индейцев Аляски,

представителей монголоидной расы, обнаружено заметное увеличение притока крови к руке, когда ее опускают в холодную воду.

У представителей кавказской (европеоидной) расы этого не наблюдается; не наблюдается этого даже у лапландцев - пастухов оленей, которые живут в таких же холодных условиях с доисторических времен (Krog et al., 1960; Baker, Weiner, 1966). У монголоидов, живущих на Дальнем Востоке, эта реакция проявляется в разной степени. Орочны - кочевые племена из северной Маньчжурии, живущие пастьбой оленей и охотой, демонстрируют такую же реакцию, как и эскимосы. У северных китайцев такая реакция выражена слабее, а у японцев - еще слабее (Coon, 1962). Эти исследования показывают, что у разных рас адаптация к холоду генетически закреплена. Точно так же были обнаружены различия и в адаптации к жаркому климату (Coon, 1962; Riggs, Sargent, 1964).

Оценить значение различий в пигментации кожи оказалось делом более трудным. Темная окраска кожи предполагает обитание в жарком климате, однако из этого правила есть и многочисленные исключения, например индейцы Южной Америки (Dobzhansky, 1972). Темная кожа может играть и некоторую защитную роль, но существует также предположение, что она важна для поглощения солнечного излучения и сохранения таким образом энергии, которая должна была бы расходоваться на поддержание температуры тела в утренние и вечерние часы в климате, где днем жарко.

Многие ученые придерживаются мнения, что генетические различия между расами у человека незначительны по сравнению с различиями между человеком и человекообразными обезьянами. Некоторые из этих различий, такие, как большие размеры мозга и вертикальное положение тела, без труда можно объяснить естественным отбором. Однако другие, такие, как отсутствие волос на теле, объяснить труднее.

Быть может, Дарвин был прав, когда говорил о том, что половой отбор сыграл важную роль в эволюции облика челове-

ка. Чтобы оценить эту возможность, полезно рассмотреть, как действует половой отбор в настоящее время. Прежде чем рассматривать половые стратегии у человека, обратимся к теоретическому анализу, проведенному Мэйнардом Смитом (Maynard Smith, 1958).

Представим общество, в котором женщины предпочитают рыжеголовых мужей, и это предпочтение закреплено генетически. Рыжий цвет волос у мужчин наследуется. У рыжеголовых мужчин будет больше выбор при подборе супруги, и, вероятно, они будут жениться раньше и детей у них будет больше. Если общество не строго моногамно, у полового отбора существует много возможностей усилить свое влияние. В строго моногамном обществе половой отбор будет проявляться слабо, если плодовитость у рыжеволосых мужчин не больше, чем у обычных, или если рыжеволосые не женятся на женщинах, которые рожают больше детей по той или иной причине.

Проведенный анализ (Maynard Smith, 1958) заставляет думать, что степень полигамии важный фактор в определении эффективности полового отбора в человеческом обществе. Это трудный объект для изучения, однако ряд исследований все же был проведен. У двух сохранившихся примитивных племен южноамериканских индейцев мужчины значительно различаются по репродуктивной способности (Salzano et al., 1967; Chagnon et al., 1970). В одной из обследованных деревень четверть всего населения была потомством двух человек. Статистические исследования городских мужчин с очевидностью показали, что при выборе супругов наблюдается активное предпочтение (ассортативный подбор пар) по физическим признакам, таким, как физическая конституция, и по психологическим признакам, таким, как умственное развитие и музыкальные способности (Parsons, 1967).

Другой способ оценить роль полового отбора в прошлой эволюции человеческого общества — сравнить человека с другими приматами. Самцы и самки приматов могут различаться по массе тела, окраске волосяного покрова, размерам скелета и вторичным половым призна-

кам. Этот половой диморфизм больше заметен у человекообразных обезьян и человека, чем у мартышек (Crook, 1972). Некоторые различия между полами могут определяться естественным отбором и зависеть от разницы в ролях самцов и самок. Например, различия в скелетах мужчин и женщин обусловлены прежде всего более развитой мускулатурой мужчин и тем фактом, что таз женщины должен давать ей возможность рожать детей с большой головой. Среди наших отдаленных предков женщина со слишком узким родовым проходом или мужчина, слишком слабый для тягот охоты, вскоре были бы элиминированы естественным отбором.

Хотя, быть может, и верно, что сильные мужчины сексуально привлекательны для женщин, а широкобедрые женщины привлекательны для мужчин, данные признаки не обязательно определяются половым отбором. Даже при полном отсутствии полового отбора у мужчин и женщин должны быть какие-то признаки, которые позволяли бы им определять друг друга как особей противоположного пола. При поисках очевидных признаков полового отбора мы должны искать такие различия между самцами и самками, которые не играют никакой роли для выживания или размножения. Вторичные половые признаки у человека включают бороду (у некоторых рас), оволосение и изменение тембра голоса у мужчины, которые появляются во время полового созревания, и выступающие и округлые молочные железы у женщин. Ряд авторов (например, Goodhard, 1964; Morris, 1967; Wickler, 1967) полагали, что такая форма молочной железы у женщины результат полового отбора, так как она привлекательна для мужчин, и при сравнении с другими приматами кажется непомерно большой для своей функции выделения молока для младенцев.

Феномены культуры будут обсуждаться в гл. 27. В данном случае исследователь должен отчетливо представлять, что различия между популяциями, основанные на различиях в культуре, объяснить очень трудно. Но мы не можем допустить, что там, где такие культурные отклонения

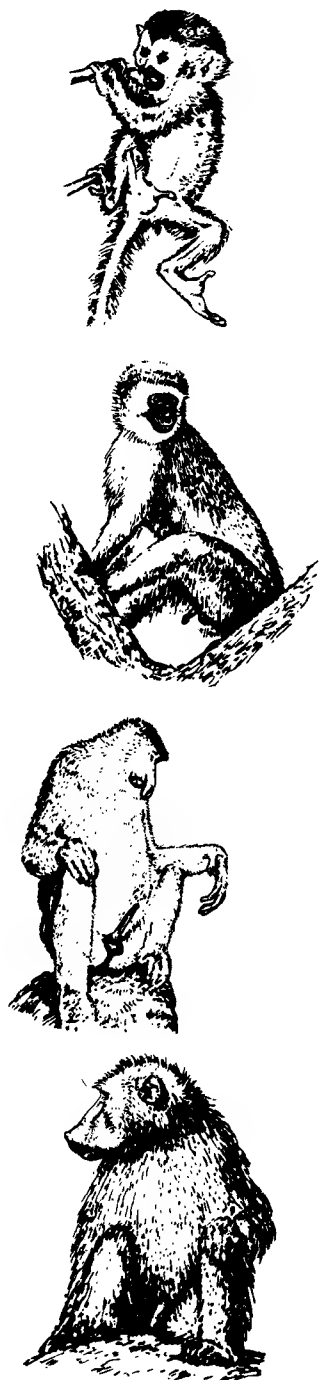


Рис. 8.7. Демонстрация половых органов у самцов обезьян. *Сверху вниз*: саймири (*Saimiri*), зеленая мартышка (*Cercopithecus*), носач (*Nasalis*) и павиан (*Papio*). (По Wickler, 1966.)



Рис. 8.8. Обычаи, связанные с культом полового члена у разных народов. *Сверху вниз*: два папуаса с реки Конка; герма из Сифноса (490 BC; Национальный музей в Афинах); фигура домового-хранителя у гуземцев острова Ниас. (По Wickler, 1966.)

существуют, естественный и половой отбор могут быть исключены как важные факторы в эволюции обсуждаемых признаков. В случае полового отбора у человека есть и ряд весьма сложных обстоятельств.

Современные брачные отношения в разных сообществах варьируют от строгой моногамии до разных форм полигамии. В некоторых сообществах брачные отношения подчиняются строгим правилам и запретам, выработанным в процессе их развития. В других они относительно свободны от социального контроля. Некоторые авторы придерживаются взгляда, что половой отбор был чрезвычайно важен в эволюции ранних стадий человека (Fox, 1972), однако другие авторы более осторожны (Caspari, 1972). Представляется вероятным, что люди все более приближались к моногамии в ответ на увеличивающиеся требования к заботе о детях. Среди приматов у людей период развития от рождения до половой зрелости намного дольше. Трудно представить, как человеческие младенцы могли бы успешно достичь половой зрелости без тесного сотрудничества родителей. Если наши примитивные предки были полигамными, тогда половой отбор, очевидно, был более эффективным, чем сейчас, и это может объяснить некоторые различия между человеком и другими приматами, такие, например, как отсутствие волос на теле (Crook, 1972). К тому же как мы можем объяснить существование современных полигамных обществ? Общества считаются примитивными, если они не используют металлических орудий и в них мало

развито или совсем не развито сельское хозяйство, так что их существование зависит в основном от охоты и собирательства. Часто они приспосабливаются к жизни в специализированных местообитаниях, таких, как тундра, пустыни или леса. Поэтому возникает вопрос, действительно ли примитивны общества, которые мы называем примитивными по их биологическим и культурным признакам, или эти признаки являются специфическими адаптациями к конкретным условиям местообитания.

Поведение людей в таких общинах часто трудно объяснить. Например, Уиклер (Wickler, 1966) обсуждал значение демонстрации полового члена у некоторых видов обезьян (рис. 8.7) и сравнивал это с ритуалами, связанными с половым членом у некоторых племен (рис. 8.8). У папуасов мужчины увеличивают половой член, надевая на него чехол, который привязывается шнурками к поясу. По аналогии с другими приматами это можно, по-видимому, рассматривать как знак доминирующего положения мужчины, т.е. как важный показатель для полового отбора. Однако некоторые антропологи (Heider, 1969) утверждают, что чехол для полового члена не связан с социальным положением или с брачными обычаями. При объяснении особенностей культуры необходима некоторая доля скептицизма. В конце концов люди, живущие в разных местах земного шара, украшают так много различных частей тела, что несколько не удивительно обнаружить области, где половой член является объектом особого внимания.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. У самцов, имеющих при спаривании генетически закрепленные преимущества перед другими самцами, потомство, которому эти преимущества передаются, более многочисленно. Это называется половым отбором.
2. Преимущества перед другими самцами могут быть результатом соперничества самцов или выбора самок. Соперничество самцов включает в себя ритуальные сражения, запугивания, оценку боевых возможностей соперника и иногда настоящие драки.

3. У самок, которые выбирают себе полового партнера по его сексуальной привлекательности, обычно рождаются и привлекающие сыновья, при условии что привлекающие признаки наследуются. Поэтому у самок, выбравших полового партнера на основе сексуальной привлекательности, вероятно, будет и больше внуков, чем у самок, спаривавшихся с менее привлекательными самцами.
4. Некоторые различия между полами (половой диморфизм) считают результатом полового отбора. Другие – результатом естественного отбора.
5. Основные различия между полами являются результатом того факта, что самцы выделяют множество мелких спермиев, тогда как у самок развивается немного крупных яиц. Это означает, что самки вносят больший вклад в успешное завершение каждого оплодотворения. Эти различия в первоначальном вкладе родителей означает, что самцы и самки, очевидно, придерживаются разных эволюционных стратегий.
6. Считают, что половой отбор был весьма важным фактором в эволюции человека и, возможно, частично был причиной некоторых различий между полами и между расами человека.

Рекомендуемая литература

- Maynard Smith J.* (1978) *The Evolution of Sex*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Campbell B. G.* (ed.) (1972) *Sexual Selection and the Descent of Man*, Heinemann, London.

Альтруистическое поведение какой-либо особи (донора) выгодно для других особей (реципиентов), однако донору в данном случае приходится расплачиваться снижением своей приспособленности. В эволюционной биологии альтруизм определяется по его влиянию на возможность выживания независимо от мотивации или намерений, которые лежат в основе альтруистических действий. Интересно, конечно, само по себе предположение о том (см. разд. 26.7), что у животных могут быть альтруистические или эгоистические намерения, но оно не имеет никакого отношения к рассмотрению альтруизма с эволюционной точки зрения. Это различие иногда забывается.

Строго говоря, эволюционное значение альтруизма можно рассматривать только в том случае, если подходить к нему с позиций индивидуальной приспособленности. Альтруистический акт увеличивает индивидуальную приспособленность реципиента и одновременно уменьшает индивидуальную приспособленность донора. В некоторых обстоятельствах, как мы увидим дальше, естественный отбор может благоприятствовать такому поведению. Однако в случае совокупной приспособленности это не так. В частности, естественный отбор не стал бы благоприятствовать поведению, которое дает преимущество другому животному за счет совокупной приспособленности, поскольку естественный отбор стремится максимизировать именно совокупную приспособленность (см. разд. 6.4).

Естественный отбор будет благоприятствовать альтруистическому поведению при двух основных условиях: 1) если уве-

личение приспособленности реципиента превышает затраты донора (снижение приспособленности) на величину, большую их коэффициента родства, и 2) если затраты особи-донора на помощь особи-реципиенту невелики, и донор впоследствии сам рассчитывает на помощь реципиента. На этот второй аспект естественного отбора как форму альтруизма, которая могла бы развиваться между неродственными особями, впервые обратил внимание Трайверс (Trivers, 1971).

Существуют и другие объяснения альтруистического поведения. Наиболее известно объяснение с позиций *группового отбора*. В данном случае утверждается, что естественный отбор благоприятствует поведению, уменьшающему приспособленность донора, если это поведение полезно данной группе или виду в целом. Однако биологи-эволюционисты не в состоянии показать, каким образом в процессе эволюции могла бы возникнуть такая ситуация, и многие считают, что это нереально (например, Maynard Smith, 1964; Dawkins, 1976).

Основная проблема, возникающая при объяснении альтруизма с позиций группового отбора, это возможность мощенчества. Представим, например, популяцию кроликов, члены которой не предупреждают друг друга о приближающейся опасности. Предположим, что в этой популяции появляется некий ген, который заставляет кролика-его носителя-стучать лапами по земле, если он почувствует опасность. Этот стук служит другим кроликам сигналом быть настороже, но он также привлекает внимание и хищника. Таким образом, оказывается, что кролик,

который барабанит, подвергает себя опасности, а соседям это выгодно. Допустим, что этому «барабанщику» удастся передать свои гены потомству до того, как его съест хищник, тогда в популяции небарабанивших кроликов возникнет субпопуляция «барабанщиков». Поскольку такие сигналы выгодны группе, аргументы с точки зрения группового отбора свидетельствуют о том, что барабанящая группа будет меньше страдать от хищников, чем небарабанящая. Хотя «барабанщики» подвергают себя опасности, привлекая внимание хищников, кролики, оказавшиеся поблизости, успевают скрыться. Таким образом, хищник поймает только одного кролика, тогда как осторожный хищник может совершить несколько нападений за одну охоту и поймать в небарабанящей популяции не одного кролика.

Однако эта ситуация эволюционно неустойчива, так как кролик в барабанящей группе, у которого нет «барабанивших» генов, не станет подвергать себя опасности, обнаружив хищника, тем не менее он будет получать пользу от предупреждающих сигналов, издаваемых другими членами группы. Этот кролик стал бы обманщиком и получил бы преимущество перед другими членами группы. Бóльший репродуктивный успех кроликов-обманщиков означал бы, что «барабанившие» гены постепенно элиминировались бы из барабанящей популяции. Для того чтобы обойти теоретические аргументы такого рода, были предприняты различные попытки, но ни одна из них не нашла поддержки у эволюционных биологов (см. Grafen, 1984).

9.1. Отбор родичей

Естественный отбор благоприятствует генам, которые обеспечивают проявление альтруистического поведения по отношению к особям, генетически родственными альтруисту. Джон Мэйнард Смит (J. Maynard Smith, 1964) ввел термин *отбор родичей*, чтобы отличать этот тип отбора от группового отбора. Некоторые авторы (например, Wilson, 1975) ошибочно определяют отбор родичей как частный случай группового отбора. На самом деле отбор

родичей – это особое следствие отбора генов (Dawkins, 1976).

Степень распространения альтруистического поведения среди других особей зависит от наличия генов альтруизма у этих особей, т.е. от коэффициента родства r между рассматриваемыми животными. Это не означает, что каждый альтруист должен высчитывать свое родство с каждым возможным реципиентом. Холдейн (Haldane) шутил по этому поводу: «В тех двух случаях, когда я вытащил из воды двух тонущих людей (при минимальном риске для себя самого), у меня просто не было времени сделать такие расчеты». Конечно, он понимал, что животное ведет себя так, как если бы оно уже сделало такой расчет. Однако животные так или иначе должны направлять свое альтруистическое поведение на своих родственников, а не на посторонних животных. Этого можно достичь двумя основными способами. Первый из них – узнавание своих родственников, о чем речь пойдет ниже. Второй – просто результат совместного проживания с родственниками. Например, в случае с кроликами, обсуждавшемся ранее, «барабанящий» ген может распространяться, если барабанящие кролики будут окружены родственниками, т.е. если этот ген изначально будет давать преимущество кроликам, которые также являются носителями этого гена, – тогда совокупная приспособленность «барабанщиков» будет увеличиваться за счет сигнального поведения. «Обманщик», у которого нет «барабанящего» гена, сначала может получить преимущество, но, окруженный своими небарабанящими родственниками, окажется в проигрыше. Таким образом, в популяцию барабанящих кроликов вряд ли могут внедриться обманщики при условии, что родственники будут жить в непосредственной близости друг от друга.

Исследования общественных животных показывают, что они часто тесно взаимосвязаны (Brown, 1975). В частности, это справедливо для птиц, которые проявляют заботу не только о своих птенцах (см. разд. 9.4) (Harrison, 1969; Brown, 1974). Справедливо это также и для кроликов. У таких видов молодые расселяются отно-

сительно нешироко. У перелетных птиц редко наблюдается совместное выведение птенцов, и альтруистическое поведение менее развито (Brown, 1975). Объединение при выращивании потомства имеет место у общественных птиц и некоторых млекопитающих, и это, по-видимому, наиболее распространенная форма альтруизма кроме родительской заботы. (Мы обсудим совместное выращивание потомства позже в этой главе.)

Альтернативная стратегия для альтруистов узнавать своих родственников и ограничивать альтруистическое поведение отношением к ним. Известно, что такое распознавание родственников существует у некоторых видов, и часто благодаря раннему опыту. Быть может, столь же важно не только индивидуальное распознавание, но и обнаружение и изгнание посторонних. У общественных животных, где особи связаны близким родством, пришельцев быстро узнают и изгоняют, тогда как у колониальных животных, где особи неродственны, на чужаков не обращают внимания.

9.2. Забота о потомстве

Забота о потомстве — это одна из форм альтруизма. Затрачивая время и энергию на уход за детенышами, родитель увеличивает их приспособленность в ущерб своей собственной и оберегает теперешних молодых за счет возможного будущего потомства. Проявление родительской заботы заметно различается у разных видов и зависит от числа потомков, системы размножения и заботы о потомстве, проявляемой не родителями, а другими животными группы.

Самка обычно затрачивает больше времени и энергии на заботу о потомках, чем самец. Неравный вклад родителей в выращивание потомства можно рассматривать как проявление эволюционного противоречия, выражающегося в том, что каждый пол, заинтересованный в потомстве вообще, заинтересован и в минимизации своих затрат на необходимую родительскую заботу. Таким образом, если какой-либо ген у самца может так влиять на поведение животного, что груз родительской заботы

перемещается на самку, то этот ген, вероятно, станет более частым в популяции. И наоборот, если ген у самки повлияет на ее поведение без дополнительного риска для потомства так, что от самца потребуются увеличить свой вклад, тогда этот ген, очевидно, распространится в популяции.

Чтобы упростить обсуждение этого вопроса, используя негенетические термины, Трайверс (Trivers, 1971) ввел понятие *родительского вклада*, определяемое как любой вклад родителя в отдельного потомка, который увеличивает шансы этого потомка на выживание (и, следовательно, его репродуктивный успех) за счет способности родителей внести вклад в других потомков (см. гл. 8). Несомненно полезное, это определение скрывает в себе тот смысл, что прошлый вклад, внесенный родителями в воспитание потомства, может повлиять на будущее поведение. Предположим, например, что мать по выбору может спасти жизнь (предприняв определенные усилия) одному из двух своих детей разного возраста. Тот, которого она оставит без помощи, обречен на гибель; но если она может спасти только одного, кого ей выбрать? У любой матери ограничены ресурсы, которые она может вложить в воспитание потомства в течение всей жизни. Если в данной ситуации она откажется от старшего, то потеряет большую долю уже вложенных ресурсов; таким образом, казалось бы, что она должна спасти старшего и оставить младшего умирать (Dawkins, 1976). Однако можно ожидать, что в процессе естественного отбора будут выживать особи с поведением, увеличивающим их будущий репродуктивный успех независимо от прошлых затрат. Доукинс и Карлисл (Dawkins, Carlisle, 1976) отметили ошибочность применения понятия родительский вклад в некоторых случаях. Они сравнивали это с недомыслием правительства, которое доказывает, что оно должно продолжать тратить деньги на проект аэролайнера «Конкорд», потому что произведенные затраты уже очень велики.

Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1978b) пришел к выводу, что оптимальное поведение одного родителя зависит от того,

что, скорее всего, будет делать другой. Поэтому мы должны искать пару стратегий: одну для самца, другую для самки, которые вместе образуют эволюционно стабильное сочетание. Например, если самка вырастила своего детеныша до стадии, когда он почти готов вести независимую жизнь, и оставляет его только для того, чтобы начать новый цикл размножения, это плохая политика не только из-за произведенных в прошлом затрат, а из-за того, что шансы на выживание нового потомства будут ниже, чем у существующего. Однако если бы она могла возложить заботу по воспитанию молодняка на самца, тогда наилучшей стратегией для самки все же было бы начать новый цикл размножения. С точки зрения самца было бы лучше не заботиться о почти самостоятельном детеныше, заставляя, таким образом, самку делать это, поскольку в таком случае самец был бы свободен и искал бы другие возможности для размножения.

Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1977) анализирует ситуацию, при которой репродуктивный успех определяется в основном родительской заботой. У самцов птиц, которые покидают самку после того, как она отложит яйца, есть возможность спариться с другими самками. Таким образом, естественный отбор благоприятствует оставлению самки, если у самца есть хороший шанс найти другую самку и если один родитель так же хорошо заботится о потомках, как оба. Однако самка может принять стратегию, которая сделает менее вероятным то, что самец оставит ее. В популяции, где самка копулирует только после того, как самец ухаживает за ней и держится с ней в течение довольно долгого времени, у самца, который оставляет самку, очень незначительны шансы найти другую, особенно если соотношение полов составляет 1:1 и если время размножения синхронизировано. Мэйнард Смит показывает, что такая стратегия может быть эволюционно-стабильной стратегией (ЭСС), и уж коль скоро в процессе эволюции сложилась ЭСС, в которой самец ничего не выигрывает, оставляя самку, он увеличил бы свою приспособленность, участвуя перед

спариванием в такой, например, деятельности, как строительство гнезда.

В ситуации, при которой репродуктивный успех пары зависит не только от родительской заботы, но и от степени затрат самки перед откладкой яиц, возможен ряд эволюционных стратегий, в том числе охрана или оставление яиц самкой или самцом. Если один родитель почти с таким же успехом заботится о молодых, как оба, и если есть хорошие возможности спариться снова после оставления партнера, то кто-то из родителей останется один. Не совсем ясно, почему эволюция выбрала в некоторых случаях путь оставления самцами самок, а в некоторых случаях – наоборот (Maynard Smith, 1977), однако мы, возможно, сможем что-то выяснить, анализируя сравнительные данные.

Рассматривая варианты родительского поведения, наблюдаемого у птиц и рыб, Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1978b) пришел к следующим выводам. У рыб родительская забота, как правило, отсутствует. Если забота о потомстве и имеет место, то ее обычно проявляет только один из родителей, и она заключается лишь в защите икры и молоди от хищников и в удалении паразитов и отработанных продуктов дыхания. В эту заботу не входит обеспечение пищей, так что один родитель справляется со всем почти так же успешно, как и оба. У видов с внутренним оплодотворением о потомстве заботится обычно самка – вероятно, потому, что самец отсутствует, когда откладывается икра, а если даже и присутствует, – нет гарантий, что она оплодотворена его спермой, следовательно, и не в его интересах помогать в заботах о потомстве. При наружном оплодотворении о потомстве заботится обычно самец. Он может строить гнездо, как колюшка, сидеть на кладке, как морской конек и морская игла, или может защищать место, где отложена икра. При отсутствии заботы о потомстве самки рыб, откладывая икру, полностью расходуют резервы питательных веществ, поэтому, чтобы в такой ситуации могла возникнуть забота о потомстве, самка должна была бы либо откладывать меньше икринок, либо «взвалить» тяготы этой

заботы на самца. Считается, что таково эволюционное происхождение отцовской заботы о потомстве у рыб.

Наиболее обычная форма проявления заботы о потомстве у птиц, в которой участвуют оба родителя, это добывание пищи для птенцов и иногда насиживание яиц. Например, у серебристой чайки обязанности по насиживанию яиц разделены поровну. Это необходимо, потому что яйца, оставленные без присмотра, могут легко стать добычей других чаек, и, следовательно, одна из птиц должна оставаться на яйцах, пока другая кормится. Вылупившиеся птенцы также легко могут стать жертвой хищников, и поэтому обычно одна из птиц их охраняет. В течение первых нескольких недель жизни птенцов родители очень заняты добыванием пищи и обычно теряют в весе.

У видов, у которых насиживает только один из родителей, это почти всегда бывает самка. Тогда как самец может оставить самку сразу же после спаривания, самка не может искать другого партнера, пока не отложит первую кладку яиц. У некоторых болотных птиц, таких, как песчанка (*Calidris alba*), самка откладывает четыре яйца, которые насиживает самец, а затем откладывает еще четыре яйца и о них заботится уже сама. Такая стратегия позволяет птицам использовать максимум возможностей короткого арктического лета. Коль скоро у самцов в процессе эволюции выработалась привычка заботиться о кладке после того, как самка отложила яйца, самки могут конкурировать друг с другом с целью привлечь больше самцов. Именно это, возможно, и случилось у полиандрической яканы, упоминавшейся ранее (Maynard Smith, 1978). По сравнению с рыбами птицы откладывают меньше яиц, правда, птица ухаживает за ними более тщательно, и репродуктивный успех у них зависит не от количества отложенных яиц, а от числа вышедших птенцов.

Эволюция млекопитающих была направлена главным образом на развитие у самцов способности спариваться с возможно большим числом самок. У некоторых видов это привело к интенсивному соперничеству между самцами (см. гл. 8).

Самки млекопитающих выкармливают детенышей молоком, поэтому, если бы самка оставляла детенышей, это, вероятно, не было бы ЭСС. У некоторых видов самцы добывают пищу для молодняка и защищают его от хищников. Некоторые приматы и хищники моногамны, и странно, что у этих видов в процессе эволюции не развилась способность к лактации у самцов, которые участвуют в выращивании потомства (Maynard Smith, 1977).

Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1978b) сформулировал основные положения, определяющие, будет или нет иметь место забота о потомстве и кто из родителей будет нести ее. Он перечисляет четыре меняющихся фактора:

- 1) эффективность, с которой заботу о потомстве осуществляет один из родителей, а не оба;
- 2) вероятность того, что самец, оставивший самку после оплодотворения, сможет спариваться еще;
- 3) насколько успешно самка может защитить потомство после появления его на свет;
- 4) уверенность самца в том, что данные конкретные яйца оплодотворены им.

Первый и третий факторы определяются в основном тем, насколько самка исчерпала свои ресурсы при продуцировании яиц. У некоторых видов увеличение приспособленности достигается откладыванием возможно большего числа яиц, тогда как другие откладывают гораздо меньше яиц, сохраняя тем самым некоторые ресурсы для заботы о потомстве. Второй фактор частично зависит от продолжительности сезона размножения, а частично — от наличия свободных самок. Четвертый фактор определяется частично способом оплодотворения, а частично способностью самца охранять самку от соперников. У самцов, которые охраняют самок непосредственно или защищая территорию, больше уверенности в их отцовстве, но меньше времени для поиска других самок.

Подводя итог, можно сказать, что забота о потомстве — это одна из форм альтруизма. На выращивание потомства родители затрачивают определенные усилия, что уменьшает их возможность выжить и про-

должить размножение в будущем. Роль полов в заботе о потомстве различна у разных видов в соответствии с экологическими факторами, которые мы пока еще недостаточно понимаем.

9.3. Взаимный альтруизм

Альтруизм по отношению к родственникам можно рассматривать как некую форму эгоизма, определяемого соответствующими генами, поскольку копии этих генов, вероятно, имеются у родственников. Альтруизм мог бы также рассматриваться как форма эгоизма, если, совершая альтруистический акт, особь-донор будет уверена, что ей в свою очередь окажет помощь особь-реципиент. Проблема, связанная с эволюцией такой формы альтруизма, заключается в том, что особи-обманщики, которые только получают, но ничего не отдают, были бы в выигрыше.

Возможно, обману можно было бы противостоять, если бы животные проявляли альтруизм только к тем особям, которые, вероятнее всего, ответят взаимностью. Например, Пэкер (Packer, 1977) наблюдал, что, когда у самки павиана анубис (*Papio anubis*) наступает эструс, самец образует с ней супружескую пару. Он постоянно держится возле нее, ожидая возможности спариться, и охраняет ее от посягательств других самцов. Однако иногда соперник может попросить помощи третьего самца в попытках добиться доступа к этой самке. Пока самец-помощник вызывает самца-супруга на схватку, самец-соперник пользуется расположением самки. Пэкер показал, что этот альтруизм самца-помощника часто бывает вознагражден. И те самцы, которые чаще всего оказывают помощь, чаще всего и получают ее.

Такая ситуация, очевидно, дает простор для мошенничества. Особь, которая воспользовалась помощью, может отказаться помочь в свою очередь. Однако если возможности для такого взаимного (реципрокного) альтруизма предоставляются достаточно часто и если особи, участвующие в этом, знакомы друг другу, то отказывающееся от сотрудничества жи-

вотное легко узнают и не помогают ему. Таким образом, чтобы естественный отбор благоприятствовал взаимному альтруизму, все особи должны иметь достаточно эффективные возможности для обмена «услугами», должны узнавать друг друга, помнить свои обязанности и иметь мотивы для взаимного альтруизма. Эти условия характерны для примитивных человеческих общин; считается, что взаимный альтруизм сыграл важную роль в эволюции человека (Trivers, 1971).

Бушмены племени кунг, живущие в пустыне Калахари, дают прекрасный пример важности взаимного альтруизма в общинах охотников и собирателей. Женщины (рис. 9.1) добывают почти 60% белка и углеводов, собирая овощи и фрукты. Мужчины тратят много времени, охотясь за дичью, в которой содержатся основные аминокислоты и минеральные вещества (рис. 9.2). Количество пищи сильно варьирует в разное время, и времена изобилия могут сменяться периодами лишений. Мужчины обычно охотятся парами, и если кто-либо возвращается с добычей, мясо делится между всеми членами группы. Те, кому повезло, снабжают пищей неудачников, понимая, что ситуация может измениться. Таким путем бушмены максимизируют шансы иметь мясную пищу и минимизируют число неудач.

9.4. Кооперация

Кооперация, или сотрудничество, между животными обычно включает какую-то форму альтруизма. При кооперации между представителями разных видов, называемой *симбиозом*, взаимоотношения строятся на взаимной основе. Например, многие виды тли обеспечивают себе защиту, кооперируясь с муравьями; муравьи в этом случае получают от тлей пищу. Так, когда черный садовый муравей (*Lasius niger*) встречается с бобовой тлей (*Aphis fabae*), он щекочет тлю усиками, что заставляет ее выделять медвяную росу — сахаристую жидкость (побочный продукт пищеварения), которую муравей съедает.

Амфиприн (небольшая рыбка) прячет-



Рис. 9.1. Когда бушменка племени кунг отправляется собирать фрукты и овощи, ей приходится брать своих детей с собой. (Фотография Gerald Cubitt; с разрешения Bruce Coleman Ltd.)



Рис. 9.2. Бушмены отправляются на охоту. (Фотография Jen and Des Bartlett; с разрешения Bruce Coleman Ltd.)

Рис. 9.3. Амфиприону не страшна актиния, среди щупалец которой он прячется, защищаясь от хищников. (Фотография Tim Halliday.)



ся от хищников, плавая без всякого для себя вреда между щупальцами актиний. У этой рыбки выработалась устойчивость к стрекательным нитям актиний, и нет никакого сомнения, что актинии могли бы в процессе эволюции выработать эффективное средство против амфиприонов. Однако эти рыбы не причиняют актиниям вреда, а некоторые даже защищают своих актиний от хищников, таких, как рыбы-бабочки (*Chaetodon*), откусывающие у них кончики щупалец. Актинии также извлекают пользу из такого сожительства, питаясь остатками пищи этих рыбок. Таким образом, мы видим, что взаимоотношения между этими животными основаны на взаимной выгоде: актиния извлекает пользу, получая пищу и некоторую защиту от хищников, а амфиприон, его икра и мальки защищены от хищников и могут без помех развиваться между щупальцами актиний (рис. 9.3).

Кооперация между особями одного вида часто включает некоторые формы альтруизма. Совместная охота у гиеновых собак, львов и гиен обычно проводится родственниками. Гиеновые собаки (*Lycaon pictus*) обычно избирают в жертву животных, гораздо более крупных, чем они сами, таких, как зебра или гну (рис. 9.4). Они выбирают отдельное животное и преследуют его в течение долгого времени. Охота включает кооперацию при отборе жертвы и во время преследования ее. Во время погони лидеры могут

меняться и таким образом делить тяжесть погони на длинной дистанции. Собаки, бегущие сзади, иногда срезают углы, пытаясь преградить путь жертве. Добычу делят на всех членов группы, а после возвращения домой взрослые часто отгрызают пищу для щенков. Некоторые взрослые не участвуют в охоте, а охраняют молодых, однако вернувшаяся группа кормит также и этих животных. Таким образом, отдельные собаки проявляют альтруизм по отношению к другим членам группы, а не преследуют только свои собственные интересы.

Альтруистическое поведение при коллективных охотах ничем не замаскировано, и его нетрудно объяснить в понятиях отбора родичей. Однако совместное выведение потомства ставит перед эволюционистом более сложные проблемы. Например, мексиканская сойка выводит птенцов коллективно и живет стаями от 4 до 15 особей. Это оседлый вид, и каждая стая совместно защищает свою территорию в дубовом или сосновом лесу. Размножающаяся пара строит гнездо, и самка откладывает яйца только в свое гнездо. В каждой стае может быть от одного до четырех гнезд. Вылупившихся птенцов выкармливают не только родители, но и другие члены стаи. Около 50% пищи, получаемой птенцами, приносят им не родители, а другие птицы стаи. Эти помощники при гнезде проявляют очевидные признаки альтруизма ценою собст-



Рис. 9.4. Гисновые собаки пытаются свалить на землю гну, после того как загнали его (Фотография Hans Kruuk.)

венных больших затрат они помогают выращивать чужое потомство.

Необходимо объяснить, почему мутация, которая приводит к неспособности помочь в выращивании потомства других особей, не должна распространяться в популяции и в конечном счете разрушить основу кооперативного поведения. Во-первых, помощники состоят в достаточно близком родстве с потомством других членов стаи, и поэтому альтруистические черты поддерживаются в популяции отбором родичей. Во-вторых, помощники при гнезде извлекают пользу из своего кажущегося альтруистическим поведения. Возможно, они пользуются покровительством гнездящейся пары или получают ценный опыт. В-третьих, здесь вовлечены некоторые формы взаимного альтруизма. Быть может, гнездящаяся пара терпит на своей территории других птиц и некоторое истощение ресурсов в обмен на помощь, получаемую при выращивании молодых. Прежде чем оценивать эти варианты, полезно выяснить, есть ли у разных видов птиц, выращивающих потомство совместно, какие-либо общие признаки.

Обзор литературы (Emlen, 1978) позво-

ляет предположить, что у большинства видов птиц, выращивающих потомство совместно, некоторые признаки сходны. Например, большинство из них оседлы и населяют тропики или субтропики. Условия обитания там относительно постоянны, а сезонные смены погоды невелики, что приводит к конкуренции за подходящие местообитания и территорию; к тому же в местах, пригодных для устройства гнезда, часто мало пищи. Роберт Селандер (Selander, 1964) предположил, что такие условия приводят к развитию общественной территориальности и совместному выращиванию потомства, и эта точка зрения подтверждается данными ряда этологов, работающих с разными видами (Emlen, 1978). Птицам, совместно выращивающим потомство, обычно присущи признаки, типичные для популяций, живущих в неблагоприятных условиях среды, — это низкая плодовитость, большая продолжительность жизни, позднее половое созревание и низкая расселяемость (Brown, 1970). Обычно молодые держатся на территории родителей и привлекаются в качестве помощников. Может показаться, что молодые, которые остаются не-

далеко от гнезда, увеличивают вероятность своего выживания и в то же время приобретают ценный опыт. Однако это не объясняет, почему молодые должны нести дополнительные затраты, помогая родителям выращивать следующий выводок. Не очевидно также то, что размножающиеся птицы в действительности получают пользу от таких помощников у гнезда. Эмлен суммировал преимущества и недостатки совместного выращивания потомства следующим образом.

Существуют различные способы извлечения пользы для размножающихся птиц. Они могут получить ценную помощь при уходе и выращивании потомства. Сравнение репродуктивного успеха родителей с помощниками и без них у 12 видов показало, что обычно помощники действительно помогают. Однако у пяти видов размножающиеся пары с помощниками занимали большую и лучшую территорию, чем пары без помощников. Таким образом, больший успех этих пар, возможно, вызван лучшим качеством территории. А быть может, большие группы (т.е. группы с помощниками) могут защищать большую территорию.

Помощники могут служить для страховки, т.е. они могут вырастить птенцов в случае гибели одного из родителей.

Опыт, полученный помощниками, увеличивает их шансы на успешное размножение в будущем. Если помощники состоят в близком родстве с производителями, тогда их будущее успешное размножение увеличит совокупную приспособленность этих производителей.

Привлечение или удержание помощников — важный способ увеличения размеров группы. Конкуренция между группами может означать, что большая группа лучше приспособлена к захвату и защите лучшей территории. Есть и другое преимущество большой группы, как, например, более быстрое обнаружение хищников, что увеличивает вероятность выживания всех членов группы.

Наличие помощников в группе может создавать и некоторое неудобство. Дополнительные птицы могут выбрать запасы пищи до такой степени, что вероятность успешного размножения пары

уменьшится. Повышенная активность около гнезда может привлечь внимание хищников.

Неопытность начинающих помощников может оказаться и вредной для потомства. Это справедливо, если опыт важен при проявлении родительской заботы. Исследования южноавстралийской водяной курочки (*Tribonyx mortierii*) и хохлатой сойки (*Aphelocoma coerulescens*) показали, что опытные родители достигают большего репродуктивного успеха, чем неопытные (Emlen, 1978).

Как часть стратегии захвата территории помощники могут саботировать усилия размножающейся пары. Имеются данные, свидетельствующие о том, что это действительно происходит у некоторых видов. Многие исследователи описывали серьезные ссоры между производителями и их помощниками; было отмечено, что и арабские кустарницы (*Turdoides squamiceps*) (Zahavi, 1974), и хохлатые сойки (Woollfenden, 1973) нередко истребляют яйца в гнездах своей собственной группы.

Неразмножающиеся птицы, становясь помощниками, могут извлекать разного рода пользу из своего положения: 1) они приобретают опыт выращивания потомства; 2) получают определенную выгоду от существования в группе; 3) увеличивают совокупную приспособленность, помогая родственникам; 4) наследуют часть территории родителей.

Основной ущерб, который может понести неразмножающаяся птица, присоединившись к размножающейся паре, — это то, что она потеряет возможность или отсрочит собственное размножение. Однако шансы на самостоятельное успешное размножение невелики в связи с трудностями в поисках брачного партнера, основания независимой территории и спаривания в качестве новичка.

Теоретически альтруистическое поведение можно выделить среди других типов социального взаимодействия, если учитывать пропорциональное распределение выгоды между обоими участниками. Гамильтон (Hamilton, 1964) предложил терминологию, приведенную на рис. 9.5, для описания четырех основных типов взаимодействий. Эту классификацию можно

с успехом использовать для описания ситуации с помощниками при гнезде. Если отношения между размножающейся птицей и ее помощницей действительно представляют собой отношения сотрудничества, то можно ожидать, что обе птицы выигрывают, увеличивая индивидуальную приспособленность. Это происходит в ситуациях, когда совместная жизнь в группе выгодна как для размножающейся пары, так и для ее помощников. Например, группа может владеть лучшей территорией, чем пара, или успешнее отражать нападения хищников. Помощь, оказываемую неразмножающимися птицами, можно рассматривать и как плату за присоединение к группе (Gaston, 1976), и как форму обучения (Emlen, 1978), поскольку помощница в конце концов принимает на себя роль размножающейся самки.

В случаях, когда поведение помощницы чисто альтруистическое, размножающиеся птицы получают определенный выигрыш, тогда как индивидуальная приспособленность помощницы снижается. Совокупная приспособленность помощницы возрастает в тех случаях, когда она помогает родственникам; такая стратегия могла появиться в процессе отбора родичей. Альтернативная стратегия, при которой молодые птицы спариваются и селятся самостоятельно с самого начала, по-видимому, нежизнеспособна. Помощникам, по-видимому, приходится ждать, когда появится свободная территория.

Помощники, проявляющие эгоизм, выигрывают от присоединения к размножающейся паре, но они снижают репродук-

		Изменение приспособленности у реципиента	
		Выигрыш	Потери
Изменение приспособленности у донора	Выигрыш	Кооперативное	Эгоистическое
	Потери	Альтруистическое	Агрессивное

Рис. 9.5. Типы поведенческих взаимодействий. (По Hamilton, 1964.)

тивный успех размножающейся пары. У некоторых дятлов (Skutch, 1969) и белокрылых клушии (Rowler, 1965) неопытные помощники обычно бесполезны. Лишние птицы на территории могут истощить запасы пищи, а чрезмерная возня у гнезда может привлечь хищников. Почему родители должны терпеть присутствие птицепомощников, если от них нет никакой пользы? Одна из возможных причин – это заинтересованность в генетическом благополучии своего рода; кроме того, это, возможно, форма растянутой заботы о потомстве.

Если ни производители, ни помощники не получают никакой пользы, то такие взаимоотношения можно считать враждебными. Однако родители могут проявлять терпимость к помощникам, даже если их присутствие приносит вред, по причинам, обсуждавшимся в предыдущем абзаце. Помощники могут ничего не выиграть в течение короткого времени, но они в состоянии саботировать усилия размножающейся пары и в конце концов захватить эту территорию (Zahavi, 1974, 1976).

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Естественный отбор благоприятствует альтруистическому поведению, если увеличение приспособленности особи-реципиента превышает усилия (степень уменьшения приспособленности) особи-донора на величину, большую коэффициента родства. Он может также благоприятствовать взаимному альтруизму, когда одна особь помогает другой ценой небольших затрат, а затем они меняются ролями.
2. Естественный отбор благоприятствует генам, которые способствуют проявлению альтруистического поведения по отношению к особям, родственным альтруисту. Эта форма отбора известна под названием отбор родичей.

3. Родительская забота — это форма альтруизма, так как родитель снижает свою собственную приспособленность, затрачивая время и энергию на выращивание потомства. Это увеличивает приспособленность выращиваемого потомства за счет возможностей размножения в будущем, так как ресурсы родителей, которые они могут затратить на размножение в течение жизни, ограничены.
4. Наилучшая стратегия для одного родителя зависит от наиболее вероятного поведения другого члена родительской пары. Самцы и самки могут придерживаться разных стратегий, и некоторые из них могут быть эволюционно стабильными стратегиями. Роли полов в заботе о потомстве различны у разных видов в зависимости от экологических условий.
5. Кооперация животных обычно включает некоторые формы альтруизма. Отношения сотрудничества (симбиоз) между животными разных видов обычно взаимовыгодны. Кооперация между членами одного вида может быть основана на отборе родичей.

Рекомендуемая литература

Grafen A. (1984) "Natural selection, kin selection and group selection". In Krebs J. R., Davies N. B. (eds.). Behavioural Ecology, 2nd edn, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Стратегия полов и социальная организация

Социальная организация у животных разных видов чрезвычайно различна: от простой кооперации между самцом и самкой до сложных сообществ, как у некоторых приматов. Одним из важнейших факторов, влияющих на социальную организацию вида, является система размножения данного вида. Чтобы понять разные системы размножения, нам надо оценить альтернативные эволюционные стратегии, возможные для самцов и самок.

10.1. Стратегия полов

В гл. 8. мы рассмотрели неизбежные различия в исходных вкладах самцов и самок в размножение. Самцы продуцируют огромное число мелких спермиев, а самки относительно немного крупных яиц. Спермии испытывают сильную конкуренцию за возможность оплодотворить яйца, и самцы могут достичь наибольшего успеха в размножении, оплодотворяя много яиц при относительно небольших затратах на яйцо. Самка с самого начала вносит больший вклад в каждого потомка, и у большинства видов самки продолжают вкладывать больше, чем самцы, в доведение каждого детеныша до стадии, когда он способен выжить самостоятельно. Однако самка достигла бы более значительного успеха в размножении, если бы смогла заставить самца вносить больший вклад в выращивание их потомства, предоставив ей возможность огладить больше сил следующему поколению. А поскольку часто в интересах самца уменьшить свой вклад в воспитание потомства, между полами существует эволюционный конфликт.

Основная эволюционная проблема для

самцов — привлечь самок при наличии конкуренции со стороны других самцов. Основная эволюционная проблема для самок — выбрать в качестве полового партнера такого самца, который обеспечит потомство наилучшими шансами на выживание и размножение. По-видимому, самка с самого начала имеет преимущество, так как она может отказаться от спаривания. Как мы видели в гл. 8, обычно самка выбирает себе партнера во время брачных турниров. Самец немногого может добиться, если самка его не принимает. Казалось бы, самец может заставить самку спариваться, однако обычно это довольно трудно, так как у большинства видов самка должна принять особую позу, чтобы копуляция стала возможна. Однако у некоторых животных, в том числе у краев и скорпионовой мухи (*Panorpa*), иногда наблюдается принудительная копуляция. Самец скорпионовой мухи во время ухаживания обычно приносит самке свадебный подарок, часто это мертвое насекомое, вытасненное из тенет паука. Копуляция происходит, пока самка ест этот подарок. Иногда самец принуждает самку к копуляции и без подарка (Thornhill, 1980). В этом случае при успешной принудительной копуляции самец оказывается в выигрыше, поскольку ему не нужно рисковать во время поисков свадебного подарка. Известно, что 65% взрослых самцов скорпионовой мухи гибнет в паутине. Самка, не получая подарка, обычно обеспечивает развивающиеся яйца энергией, оказывается в проигрыше. Однако степень успешности принудительного спаривания, очевидно, невелика, поэтому к такой стратегии насекомые прибегают в крайнем случае.

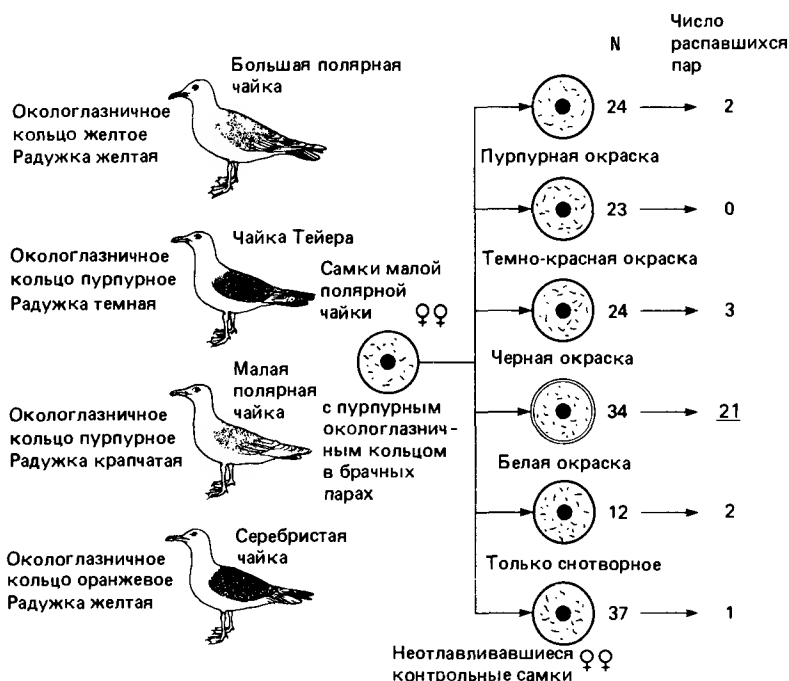


Рис. 10.1. Изолирующие механизмы у чаек. Слева показаны внешние признаки, которые, как считают, играют важную роль для опознавания друг друга особями одного вида. Результаты изменения цвета окологлазничного кольца у самок в брачных парах больших полярных чаек показаны *справа*. Числа в правой колонке показывают число пар, распавшихся в результате экспериментального вмешательства. Когда пурпурный цвет окологлазничного кольца был изменен на белый, 21 из 34 пар распались, тогда как в других экспериментах и в контроле распад брачных пар был невелик. (По Smith, 1966.)

Самцы обычно остаются в выигрыше в каждом сексуальном взаимодействии с самкой, если спариваются с ней, тогда как самки не всегда выигрывают и могут даже поплатиться снижением приспособленности (Parker, 1979). Поэтому для самок наилучшая стратегия быть скромной. Джордж Уильямс (Williams, 1966) описал ухаживание как спор между самцом, навязывающим товар, и самкой, не желающей его брать. Самке не надо было бы оставаться недоступной, если бы она прямо могла оценить приспособленность самца и его будущее поведение. Однако все, о чем самка может судить, это внешний вид самца и его поведение в настоящий момент. Самка должна заставить самца проявить свою истинную натуру или повернуть дело так, чтобы его интересы совпали с ее интересами. В обоих случаях наилучший способ поведения для

самки — быть осторожной и продлить период ухаживания. Первая задача для самки — удостовериться, что ее потенциальный партнер — самец того же вида. Это важно и для самца, однако, как мы уже видели, самка в случае ошибки теряет гораздо больше. Естественный отбор благоприятствует особям с отчетливыми признаками и поведением, позволяющими идентифицировать их как представителей конкретных видов. Совокупность этих признаков и поведения играет очень важную роль в ухаживании и называется *изолирующими механизмами*, поскольку эти механизмы обеспечивают репродуктивную изоляцию между видами, снижая возможность гибридизации. Обсудим вкратце три примера изолирующих механизмов.

1. На арктическом побережье Канады обитают четыре близкородственных вида чаек. В некоторых местах все четыре вида

сосуществуют в одной колонии, но при этом не скрещиваются друг с другом. Птицы чрезвычайно похожи и различаются только отметинами на концах крыльев и окраской окологлазничной области. Изменяя в эксперименте эти цветовые отметины, можно добиться спаривания разных видов (рис. 10.1) (Smith, 1966).

2. Обширные исследования скрещивания различных пород домашних кур показали, что внешний вид птицы очень важен (Lill, 1966, 1968). Так, например, во время ухаживания петух обходит курицу вальсирующими движениями и при этом демонстрирует оперение. При согласии спариваться куры припадают к земле в типичной позе готовности. После этого петух делает садку. Поскольку куры оценивают своих партнеров в основном по внешнему виду, а не по различиям в поведении, экспериментальное изменение различных типов окраски петухов (рис. 10.2) уменьшало их привлекательность для кур.

3. Известно, что самцы гуппи при ухаживании не делают различия в выборе самки, тогда как самки довольно строго выбирают партнера, основываясь на окраске самца и его поведении при ухаживании. Проводя эксперименты в аквариуме, Лили (Liley, 1966) обнаружил, что самцы видов *Poecilia picta* и *Poecilia reticulata* (рис. 10.3) часто ухаживают и делают попытки спариться с самками и своего, и чужого вида. А готовые к спариванию самки принимали ухаживания самцов только своего, но не другого вида. Однако, если у самок не было выбора, в конце концов они спаривались и с самцами другого вида.

Самка должна сделать все, чтобы удостовериться, что она спаривается с половозрелым и полноценным в половом отношении самцом. Продлевая период ухаживания, она с большей вероятностью будет спариваться с самцом, испытывающим сильную мотивацию и мощным в половом отношении. У европейского обыкновенного тритона (*Triturus vulgaris*) (рис. 10.4) интенсивность ухаживания самца зависит от числа сперматофоров (капсул со спермой), которые самец продуцирует во время данной встречи (Halliday,

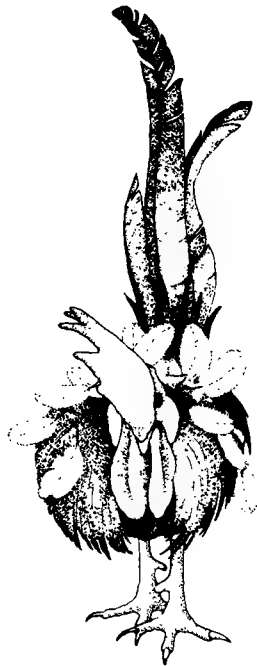


Рис. 10.2. Коричневый петух леггорн с прикрепленными белыми перьями, чтобы изменить цвет оперения на шее. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

1976). Во время ухаживания самец откладывает сперматофор на дно водоема; вероятность того, что самка успешно подберет его, возрастает в процессе ухаживания (Halliday, 1974). Чтобы отложить три сперматофора, самец должен оставаться под водой не дыша гораздо дольше обычного (Halliday, 1977a). Таким образом, самка, затягивая процедуру ухаживания, возможно, оценивает приспособленность самца.

Оценка самца самкой облегчается, если самец может продемонстрировать, что он являет собой достойный выбор. Некоторые исследователи полагают, что в этом отношении важную роль играет ритуальное кормление. Ритуальное кормление, во время которого самец подносит самке пищу или напоминающий пищу предмет, наблюдается у многих видов. У серебристой чайки (*Larus argentatus*) самка выпрашивает пищу, как если бы она была птенцом, а самец отрывает пищевой комок, который самка затем съедает. У большин-

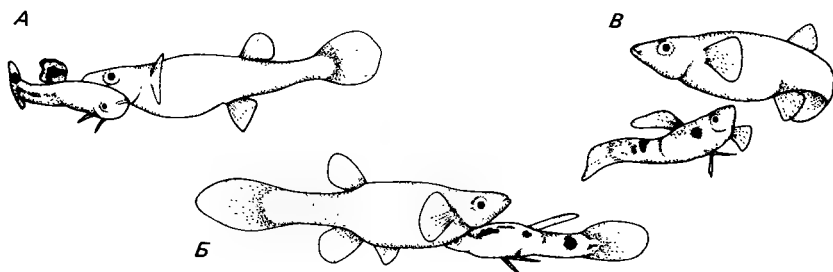


Рис. 10.3. А. Брачное поведение гуппи (*Poecilia picta*). Самец кружится перед носом самки, демонстрируя яркую окраску хвостового и спинного плавников. Б. Сигмовидная поза у *Poecilia reticulata*. Самец принимает эту позу перед самкой и дрожит в течение нескольких секунд. Окраска самцов очень яркая и изменчивая. В. Попытка спариться у самца *P. reticulata*. После демонстрации окраски самец поворачивается кругом и пытается ввести гоноподий (модифицированный анальный плавник) в генитальное отверстие самки. Оплодотворение внутреннее. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981; по фотографиям Robin Liley.)

ства видов количество пищи, которое самец передает самке, невелико по сравнению с ее обычным дневным рационом. У мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*), однако, это почти половина того, что обычно получает птенец такой же массы. У некоторых видов ритуальное кормление формализовано (см. гл. 22.1) и подношения реальной пищи не происходит. Ритуальное кормление влияет на вес кладки у обыкновенной крачки (*Sterna hirundo*) и может служить показателем будущего участия самца в выкармливании птенцов (Nisbet, 1973; 1977). Вирджиния Нибур (Niebuhr, 1981) установила, что ритуальное кормление у серебристой чайки было надежным показателем последующего участия самца в выкармливании птенцов. Оно также указывает на склонность самцов участвовать в насиживании и защищать птенцов после вылупления. По этим причинам ритуальное кормление — хороший показатель качеств самца как родителя.

Как и в случае с оценкой боевых способностей, здесь трудно найти критерий качеств самца, при демонстрации которых было бы невозможно смонетничать. Наилучшей стратегией самки в этом случае будет просто продлить или усложнить процесс ухаживания, так как это затруднит спаривание самца с другими самками, в особенности если сезон размножения короткий или мало свободных самок; иными словами, самцы, затрачивающие

много сил и времени в процессе деятельности, предшествующей спариванию, такой, как ухаживание, строительство гнезда, защита территории, будут располагать меньшими временными и энергетическими ресурсами, чтобы преследовать других самок. Менее вероятно, что самец, уже затратив так много усилий на одну самку, оставит ее, вынуждая, таким образом, заботиться о потомстве в одиночестве. Более того, если самец утратит возможность спариваться с другими самками, он сможет увеличить свою приспособленность, только вкладывая оставшиеся ресурсы в свое потомство. Доукинс (Dawkins, 1976) назвал это «ситуацией семейного счастья».

Нет никаких сомнений, что «семейное счастье» можно наблюдать у некоторых моногамных видов. Однако это не является эволюционно стабильной ситуацией при всех обстоятельствах, так как здесь возможно вмешательство самок, придерживающихся иной стратегии. Доукинс создал модель, в которой возможны две стратегии для самок — «скромная» и «легкомысленная» и две для самцов «верный» и «волоки́та». Скромные самки требуют продолжительного ухаживания перед копуляцией; легкомысленные самки копулируют без предварительного ухаживания. Верные самцы добровольно ведут длительное ухаживание, а после спаривания помогают самке вырастить потомство. Самцы-волоки́ты долго не ухаживают

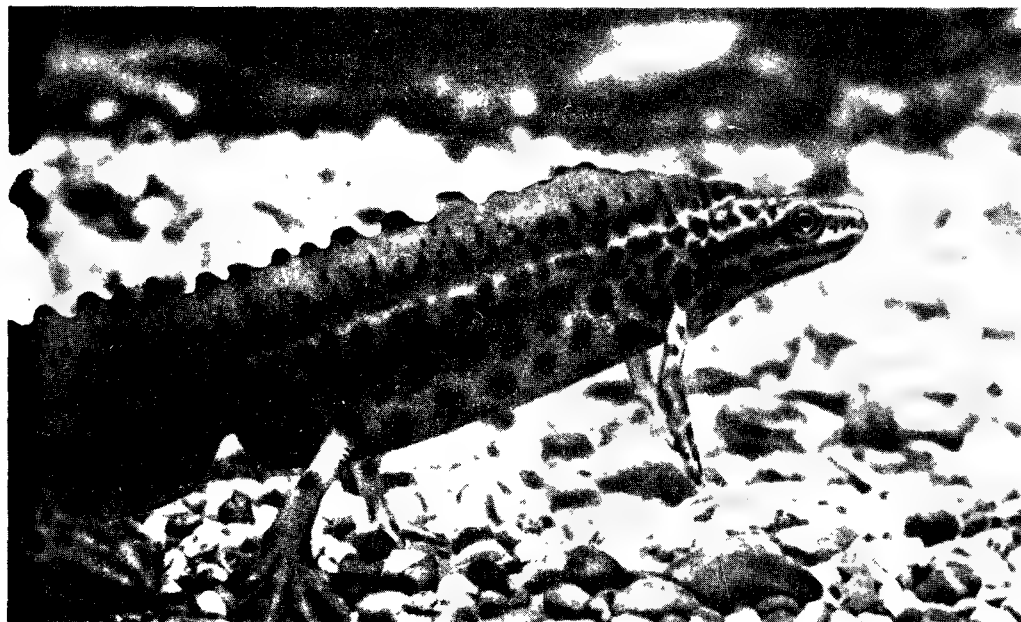


Рис. 10.4. Самец обыкновенного тритона (*Anolis aeneus*) (Фотография Тим Маллидас)

и, если не удастся спариться вскоре после встречи с самкой, оставляют ее и ищут другую. Самцы-волоkitы могут оставить самку и после копуляции.

Теперь мы можем проанализировать эту ситуацию, чтобы решить, является ли это эволюционно стабильной стратегией (см. гл. 7). Пусть генетический выигрыш, получаемый каждым из родителей за одного выращенного потомка, будет оцениваться в $+15$ условных баллов. Затраты на выращивание одного потомка — 20 баллов, а затраты на продолжительное ухаживание — 3 балла. В популяции, в которой все самки скромные и все самцы верные, размножающаяся пара поделила бы затраты на выращивание каждого потомка. Каждый из родителей получил бы $+15$ баллов за каждого выращенного потомка. Поэтому за первого потомка результат в среднем был бы $+15 - 10 - 3 = +2$. Хотя в реальной жизни родители могут и не нести затрат на ухаживание, допустим, что в рассматриваемой ситуации это происходит. Если теперь в популяции окажется легкомысленная самка, ей не придется нести никаких затрат на ухаживание. При спаривании с верным

самцом ее средний результат будет $+15 - 10 = +5$, что лучше результата скромной самки. Поэтому гены легкомысленного поведения будут распространяться среди самок популяции.

В популяции, где доля легкомысленных самок высока, возможно распространение и самцов-волоkit. Они не добьются успеха при попытках спариться со скромными самками, но поскольку они быстро оставляют самок, которые не спариваются немедленно, волоkitы немного теряют от таких встреч. А спариваясь с легкомысленной самкой, волоkitы преуспевают. Они получают $+15$ баллов за каждого выросшего потомка, но они ничего не тратят ни на ухаживание, ни на заботу о потомстве. Партнер волоkitы, — легкомысленная самка, вынуждена нести все

20 баллов затрат при выращивании потомства. В результате спаривания с волоkitой ее средний результат будет $+15 - 20 = -5$. Эта модель стабильна в том, что она не эволюционирует к крайнему состоянию, но она не стабильна в том, что не устанавливает конкретные сочетания стратегий самцов и самок; вместо этого она колеблется между альтернатив-

ными сочетаниями. Основываясь на эволюционной теории, можно было бы ожидать, что альтернативные стратегии самок обнаруживаются среди особей одного вида, как предсказывает модель Доукинса (Dawkins, 1976), однако оказывается, что они распространены не очень широко. Возможно, эти модели слишком просты или в них нет основных составляющих, о существовании которых мы и не подозреваем. Однако известно несколько примеров альтернативных стратегий самок.

У африканских страусов одни самки насиживают яйца, а другие не насиживают. Самец страуса удерживает большую территорию и строит что-то вроде гнезда на земле. Он спаривается с самкой, которая начинает откладывать в это гнездо яйца. В течение нескольких дней другие самки, которые могут спариваться, а могут и не спариваться с хозяином гнезда, начинают откладывать яйца в то же самое гнездо. Однако они не насиживают и не охраняют яйца, оставляя их на самца или его супругу. В конечном счете в гнезде может оказаться от 30 до 40 яиц, что слишком много для насиживания одной птицей. Насиживающая самка отодвигает некоторые яйца к краю гнезда, и они обычно гибнут, перегревшись на солнце, или их утаскивают хищники.

Бертран (Bertran, 1979) обнаружил, что самка страуса узнает собственные яйца и старается вытолкнуть из гнезда яйца других самок. Она обычно насиживает все собственные яйца и около половины яиц других самок. Насиживающая самка позволяет другим самкам откладывать яйца в ее гнездо, не пытаясь отогнать их. Очевидно, другие самки не связаны с ней тесным родством, так что ее терпимость нельзя объяснить отбором родичей. Самке, по-видимому, выгодно, чтобы ее кладка была окружена чужими яйцами. Хищники, совершающие набеги на гнездо (обычно шакалы и грифы), забирают лишь несколько яиц, так как каждое из них очень велико. Вероятность того, что яйца хозяйки будут похищены, снижается из-за наличия других яиц, в частности из-за того, что ее яйца собраны в середине гнезда. То же самое справедливо и в отношении самки страуса, окруженной

выводком: возможно, она вынуждена заботиться о нескольких птенцах других самок, поскольку их присутствие уменьшает вероятность того, что ее собственных птенцов съедят хищники.

Альтернативная стратегия для самки страуса — сделать так, чтобы ее яйца насиживала другая самка, даже если шансы на их выживание невелики. Если откладывать большое число яиц в разные гнезда, то, возможно, такая стратегия и окупится, но она, очевидно, не является предпочитаемой стратегией, так как самки-паразиты часто остаются без самца или их потомство поедает хищники.

По причинам, обсуждавшимся в гл. 9, самцы обычно конкурируют за возможность спариться с самками. Такая конкуренция может принимать разные формы, причем большей частью это, очевидно, агрессивное соперничество. Если самец может препятствовать доступу других самцов к самкам, то ему, должно быть, нетрудно заставить самку спариваться с ним, так как у нее не остается другого выбора. У полигинных видов, таких, как благородный олень и морской слон, доминантные самцы могут собрать гарем, который они охраняют от других самцов. Агрессивное соперничество — дело рискованное, сопровождающееся ранениями или даже гибелью, поэтому в царстве животных существует много других форм соперничества самцов.

В случаях, когда самец получает доступ к самкам, прямо защищая их от соперников, проявляется тенденция к социальной организации вида, основанной на гаремной структуре. Создание гарема значительно облегчается, если самки стремятся собраться в группы, что служит защитой от хищников или облегчает использование пищевых ресурсов. У морских слонов образованию гаремов способствует то, что на берегу имеется немного мест, где животные могут спокойно отдыхать. Антилопы и олени образуют стада, чтобы защищаться от хищников. Самцы — владельцы гаремов — часто держатся с краю, защищая самок от соперников, и даже небольшое стремление самок рассеяться чрезвычайно осложнило бы жизнь стада.

У некоторых видов самцы конкурируют

не за доступ к самкам, а за оплодотворение. Иногда это называют конкуренцией спермиев. Например, самцы навозной мухи (*Scatophaga stercoraria*) конкурируют за самок, и иногда одному из них удается прогнать другого во время копуляции и занять его место. Паркер (Parker, 1978) показал, что, когда два самца спариваются с одной самкой, сперма второго самца оплодотворяет большую часть яиц. Паркер облучал самцов ^{60}Co , что предотвращало развитие яиц в случае оплодотворения их спермиями этих самцов. Если облученный самец копулировал с самкой после того, как с ней спарился необлученный самец, то у самки развивалось только 20% яиц, а если до него 80% яиц. Таким-то образом спермии второго самца вытесняют большинство спермиев первого самца.

Для копуляционного поведения грызунов характерны многократные интромиссии и эякуляции. Эти действия, по-видимому, облегчают продвижение спермы по половым путям самки. Период покоя, следующий за эякуляцией, очевидно, необходим для завершения продвижения спермиев и для успешной имплантации оплодотворенного яйца в стенку матки (Adler, 1969). Если в этот период с самкой удастся копулировать другому самцу, то продвижение спермиев первого самца может быть нарушено и отцом потомства становится второй самец.

Неудивительно, что у видов, у которых возможна конкуренция спермиев, самцы принимают определенные меры предосторожности. Многие млекопитающие совокупляются в уединении, избегая возможного вмешательства. Самец навозной мухи после копуляции сидит на спине самки и охраняет ее, пока та не отложит яйца. Некоторые насекомые после копуляции замазывают половое отверстие самки. Считают, что такие копуляционные проблемы предотвращают последующее совокупление у некоторых водяных жуков, дневных и ночных бабочек (Wilson, 1975). Эффективной копуляционной пробкой может служить продолжительное совокупление. Самец комнатной мухи остается в положении копуляции около часа, хотя большая часть спермы передается им самке в

течение первых 15 мин. Некоторые ночные бабочки копулируют целый день. У мухи *Johannseniella nitida* самка съедает самца сразу после копуляции, оставляя только его гениталии, которые служат копуляционной пробкой (Wilson, 1975).

Если самец не в состоянии добиться самки в соперничестве с другими самцами, то он может копулировать украдкой или обманом. Например, самцы лягушки-быка (*Rana catesbeiana*) конкурируют за территорию в прудах, куда самки приходят откладывать икру. Самки предпочитают определенные участки прудов, обычно те, где вода теплая, а растительность не слишком густая. В таких условиях икринки быстро развиваются, образуя плотные шары, относительно защищенные от нападения пиявок (Howard, 1978). Самцы используют голос и физическую силу, сражаясь за лучшую территорию. Самцы, которые старше и крупнее, обычно побеждают, а небольшие молодые самцы могут остаться вообще без территории. Эти молодые самцы пользуются такой стратегией — они молча сидят около «поющего» самца и пытаются перехватить самок, которых он привлекает. Точно так же молодые морские слоны нередко пытаются присоединиться к гарему самца-доминанта, при этом ведут они себя как самки. Затем они украдкой совокупляются, пока хозяин гарема разбирается с соперником (Le Boeuf, 1974). Молодые самцы благородного оленя также могут пытаться украдкой спариваться с самками из гарема доминирующего самца.

Альтернативные стратегии внутри вида могут использоваться самцами на разных стадиях развития, как в примерах, обсуждавшихся здесь. У некоторых видов отдельные самцы могут использовать обе стратегии.

Например, у квакши (*Hyla cinerea*) самцы, которые громко призывают самок, и молчащие самцы-спутники, которые ожидают возможности перехватить самку, не различаются по размерам. Примерно один из семи самцов молчит, однако их стратегия может меняться в разные ночи. У самцов-спутников успех размножения может быть почти такой же, как и у «поющих» самцов (Perril et al., 1978), а у

лягушки-быка, наоборот, успех самцов-спутников гораздо ниже, чем у доминирующих крикунов. Если предположить, что самцы одинаковых размеров свободны в выборе той или другой стратегии, то можно ожидать, что лучшая стратегия зависит от выбора других самцов. Так, если большинство самцов выбрали стратегию крикунов, тогда стратегия спутников, вероятно, принесет изрядную прибыль. Если же, однако, слишком многие самцы выберут стратегию спутников, то самок на этот участок будет привлекаться слишком мало; в таком случае лучше выбрать стратегию крикунов.

Эту ситуацию можно проанализировать в понятиях теории ЭСС. Чтобы это сделать, нам надо определить затраты на осуществление каждой стратегии и выигрыш от нее. Стратегия крикуна может оказаться невыгодной, так как крик привлекает хищников, а проигрыш при выборе стратегии спутника может быть связан с отсутствием собственного участка. Говард (Howard, 1979) установил, что кричащие лягушки-быки обычно привлекают каймановых черепах, что же касается квакши, то здесь, чтобы провести полный сравнительный анализ, нужны дополнительные сведения об условиях их обитания. Точно так же территориальные самцы полевого сверчка (*Gryllus integer*), которые призывают самок трением надкрыльев друг о друга, привлекают и незваных гостей (Cade, 1979). Это многочисленные самцы-спутники, которые совокупляются с приближающимися к участку самками, и паразитические мухи (*Euphasiopteryx ochracea*), чьи личинки развиваются в теле сверчка и убивают его в процессе своего развития. Кейд обнаружил, что поющие самцы в пять раз чаще подвергаются нападению этих паразитических мух, чем самцы-спутники, но зато и самок они оплодотворяют больше.

У многих видов есть самцы, которые никогда не становятся доминирующими и никогда не владеют территорией. Они постоянно могут принимать альтернативные стратегии. Так, самцы турухтана, спаривающиеся на току, принимают альтернативные стратегии. Территориальные самцы терпимо относятся к светлоокра-

шенным самцам-сателлитам, вероятно, потому, что они привлекают самок к току. Каждый самец-сателлит затаивается вблизи конкретного участка и украдкой спаривается с самками, пока хозяин участка занят чем-нибудь другим. Тип самца в данном случае определен генетически, поэтому самцы не могут менять стратегию на другую на протяжении всей своей жизни.

Интересная ситуация наблюдается у ушастого окуня (*Lepomis macrochirus*), которого Гросс и Чарнов (Gross, Charnov, 1980) изучали на озере Опиникон (пров. Онтарио). Эти рыбы образуют колонии, и каждый самец, имеющий участок, строит гнездо, в которое самка откладывает икру. Самец оплодотворяет икру, охраняет гнездо и заботится о развивающихся мальках. Окраска тела у этих заботливых самцов светлая, с темной желто-оранжевой грудью. Однако можно выделить и два других типа самцов. «Самцы-воришки» имеют светлую окраску. Не привлекая внимания, они держатся у самого дна озера. Тотчас после того, как самка отнерестится, они могут быстро проникнуть в гнездо и оплодотворить часть икры. У «самцов-спутников» окраска тела темная, с еще более темными вертикальными полосами. Окраской и поведением они имитируют самку. Они могут неторопливо заплывать в гнездо и проявлять агрессивность к другим рыбам такого же размера. Гросс и Чарнов обнаружили, что эти три типа самцов становятся репродуктивно активными в разном возрасте. Они установили, что «самцы-воришки» развиваются в самцов, имитирующих самок, и становятся самцами-спутниками. Самцы обоих типов обманом добиваются доступа в гнездо к неоплодотворенной икре. У них не проявляются ни территориальное поведение, ни забота о потомстве. У территориальных самцов не наблюдается репродуктивной активности почти до семилетнего возраста. Они конкурируют друг с другом за места для гнезд, и на их родительском вкладе паразитируют самцы-воришки и самцы-спутники.

Таким образом, у самцов ушастого окуня жизненный цикл может протекать по-разному. Самец может рано стать поло-

возрелым и принять паразитическую, зависимую стратегию размножения, или половое созревание может затянуться, и он станет территориальным самцом и будет заботиться обо всей оплодотворенной икре в гнезде независимо от того, является он отцом потомства или нет. По мнению Гросса и Чарнова (Gross, Charnov, 1980), равновесное соотношение (или ЭСС) самцов, принявших ту или иную стратегию, таково, что приспособленность особи на протяжении ее жизни будет одинаковой при выборе любого образа жизни. На основе этого они подсчитали, что равновесная доля самцов в возрасте двух лет, которые выбирают образ жизни «воришек» и «спутников», должна быть равна доле икринок, оплодотворенных в каждом сезоне размножения всеми самцами популяции «воришками» и «спутниками». Они обнаружили, что 21% самцов в возрасте двух лет развивается в «воришек». Доля потомков, полученных «воришками» и «спутниками», колеблется от 3 до 30% в зависимости от глубины водоема. Таким образом, они получили подтверждение своей модели ЭСС.

10.2. Половая стратегия у человека

В гл. 8 говорилось о том, что Дарвин (Darwin, 1871) считал половой отбор исключительно важным фактором в эволюции человека и, по-видимому, недооценивал значение естественного отбора. Если некоторые вторичные половые признаки человека, такие, как различия в оволосении тела, имеют отношение к половому отбору, другие, такие, как различия в силе и размерах тела, очевидно, обязаны своим развитием естественному отбору.

Половой отбор мог бы иметь большое эволюционное значение для человека в полигамном обществе, а при моногамии для выбора нового полового партнера имеется очень мало возможностей. Число строгих моногамов в человеческом обществе оценить трудно, при этом следует помнить, что именно рождение детей вне брака, а не сексуальная активность как таковая, имеют значение для эволюции. Антропологические оценки пропорции моногамных сообществ колеблются от 16

до почти 50%. Однако эти оценки большей частью отражают обычаи или официальные данные и могут скрывать истинное положение дел. Вероятно, степень строгой моногамности довольно низка, и при сравнении с другими млекопитающими эта низкая степень — именно то, чего и следовало ожидать. Лишь несколько видов млекопитающих моногамны, в том числе лисица, шакал, бобр, пять видов обезьян Нового Света и два вида человекообразных обезьян гibbon и сиаман (Passingham, 1982).

Однако некоторые особенности социальных взаимоотношений между людьми, по-видимому, свидетельствуют о значительной степени моногамности у них. В большинстве случаев отец остается с матерью, пока его дети маленькие. Часто одна женщина рождает ему нескольких детей, и он обычно помогает ей и заботится о детях. Как правило, отец не бросает своих детей, как у большинства полигамных видов. Сходная ситуация наблюдается еще у двух видов приматов. У гамадрилов (*Papio hamadryas*), обитающих в Эфиопии, взрослый самец имеет небольшой гарем, который он охраняет от посягательств других самцов. Он остается со своими самками на протяжении всей жизни и редко меняет их в гареме, как это делается у большинства полигамных видов. Молодые самцы добывают себе самок, похищая их в детском возрасте, а затем заботясь о них, как это делали бы родители. Считают, что эти самки остаются со своим похитителем и становятся его гаремом (Kummer, 1968). У восточных горных горилл (*Gorilla gorilla*), живущих небольшими группами, половозрелые самцы состоят в супружеской связи с рядом самок группы. Отдельные самки состоят в супружестве с одним и тем же самцом на протяжении многих лет (Harcourt, 1979).

Особенности стратегии размножения человека включают значительные затраты на каждого из очень небольшого числа рождающихся потомков. Дети рождаются по одному, иногда по два, с интервалом около двух лет. Половая зрелость наступает поздно, и женщина может родить лишь несколько раз за всю жизнь.

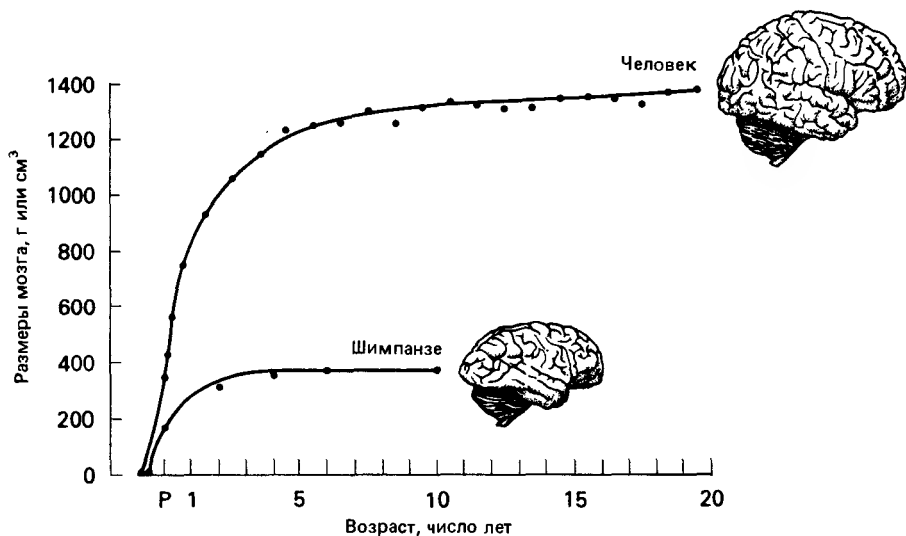


Рис. 10.5. Увеличение мозга у человека и шимпанзе. (По Passingham, 1975.)

Для того чтобы такая стратегия размножения была успешной, все родившиеся дети должны быть окружены большой заботой родителей. Матери трудно одной растить родившегося ребенка. В основном это результат беспомощности, свойственной человеческому младенцу, в сравнении с детенышами других приматов (Passingham, 1982). Мать шимпанзе, например, воспитывает детенышей в течение нескольких лет, при этом сохраняет свободу и обходится без всякой помощи. Детеныш держится за шерсть матери, поэтому она может питаться и держаться наравне с другими членами группы. Шимпанзе полигамны, и самцы не принимают участия в заботе о потомстве. Женщина же должна держать ребенка на руках, так как он не может держаться сам. Даже научившись ходить, ребенок не может быть на равных с другими членами группы.

Исследования бушменов племени кунг, живущих в пустыне Калахари и занимающихся охотой и собирательством, показали, что дети сильно обременяют бушменок (Lee, 1972) (см. рис. 9.1). Женщины обеспечивают примерно две трети получаемых племенем калорий, собирая съедобные растения. Наиболее важный источник растительной пищи — орех монгонго — обильно плодоносит в засушливые сезоны, но обычно их приходится собирать

километров в десяти от места, пригодного для стоянки. Женщины предпринимают походы для сбора этих орехов каждые несколько дней, забирая детей с собой. Мужчины не участвуют в сборе пищи, целиком посвящая себя охоте. Ли доказывает, что тяжести, которые носят женщины во время этих походов, возрастают при частых родах не только из-за увеличения числа ртов, которые надо кормить, но и из-за того, что маленьких детей приходится брать с собой. Джонс и Сибли (Jones, Sibly, 1978) установили, что средний интервал между родами в четыре года оптимален при данных условиях существования. Таким образом, женщины увеличивают свой репродуктивный успех, увеличивая время между родами и реже отправляясь собирать пищу. Когда бушменкам не нужно совершать дальние походы за орехами, они рожают чаще.

Главная причина беспомощности человеческого младенца заключается в недоразвитости его мозга. Мозг человека в четыре раза больше, чем можно было бы ожидать для примата такой же величины. Сразу после рождения размеры мозга в значительной степени соответствуют размерам тела (рис. 10.5), но при этом мозг обеспечивает лишь часть функций. Ребенку требуется времени в два раза больше, чем детенышу гориллы или шимпанзе,

чтобы достичь такой стадии развития, когда он может держаться на ногах. У новорожденного ребенка хватательный рефлекс развит настолько, что он может, уцепившись, даже висеть на чем-нибудь (McGraw, 1945), однако эта способность скоро исчезает. Детеныш обезьяны может висеть на матери, уцепившись за ее шерсть руками и ногами, а человеческий младенец не смог бы этого сделать, даже будучи достаточно сильным, так как ноги по строению не годятся для хватания и на матери слишком мало волос.

В этих условиях можно ожидать, что женщина предпримет все меры предосторожности, выбирая полового партнера, и будет стараться обеспечить ребенку хорошего отца. Однако, хотя женская скромность и является составной чертой ритуала ухаживания, молодая женщина не всегда может высказать свое мнение при выборе для нее супруга. Во многих случаях брак устраивается родителями невесты или выбор слишком ограничен из-за недостатка мужчин соответствующего социального положения. Способы выбора супруга весьма разнообразны в разных сообществах, а свобода выбора у современных западных женщин, по-видимому, появилась сравнительно недавно.

У женщины в процессе эволюции вырабатывались другие механизмы для поддержания привязанности мужчины. Так же как и у некоторых других приматов, но в отличие от других млекопитающих у женщины вместо эстральных циклов развиты менструальный цикл. Менструальные циклы, характеризующиеся периодическими кровотечениями вследствие отторжения выстилки матки, присущи всем человекообразным и некоторым нечеловекообразным обезьянам. Животные с менструальным циклом рецептивны большую часть времени в отличие от животных с эстральным циклом, которые могут спариваться лишь в период овуляции (рис. 10.6). Постоянная сексуальная восприимчивость помогает поддерживать интерес мужчин. Кроме того, у женщин момент овуляции замаскирован в отличие от большинства млекопитающих, у которых он хорошо заметен. Это означает, что мужчина должен регулярно поддерживать

половые сношения с одной и той же женщиной, чтобы обеспечить оплодотворение (Lovejoy, 1981). Он должен также оберегать женщину от посягательств других мужчин, если хочет быть уверенным, что именно он отец ее детей. Небольшая и сомнительная вероятность того, что конкретный половой акт приведет к оплодотворению, не только способствует продолжительному ухаживанию, но и уменьшает целесообразность случайных связей с другими женщинами. Мужчине приходится рисковать в агрессивных конфликтах с другими мужчинами за сомнительную и неопределенную компенсацию (Halliday, 1980).

Хотя мужчина обязан заботиться о благополучии своих детей, он мог бы, по-видимому, получить некоторый выигрыш от половых сношений на стороне, в особенности если велика вероятность того, что о его детях, рожденных другими женщинами, позаботятся другие люди. Во многих странах придают большое значение установлению отцовства. Женатый мужчина, который несет определенные родительские обязанности, теряет больше, чем его жена, если она рождает ребенка от другого мужчины. Ее генетическое родство с ребенком несомненно, так что материнской заботой она приносит пользу собственным генам. У мужчины нет такой уверенности, и он обычно оберегает свою жену от посягательства других мужчин. В некоторых странах невинность ценится очень высоко, особенно у невест. В других супружеская неверность наказывается, а проституция объявлена вне закона. В некоторых странах, где свобода половых отношений у женщин обычное явление, собственность передается в наследство детям сестры мужа — главы семьи, а не детям жены. Дети сестры этого мужа несомненно связаны с ним генетическим родством, а некоторые из детей его жены могут быть ему неродными (Halliday, 1980).

Половая стратегия мужчин включает соперничество при завоевании расположения женщины и некоторую долю агрессивности при защите ее от посягательств других мужчин. Этим частично можно объяснить тот факт, что мужчины, как

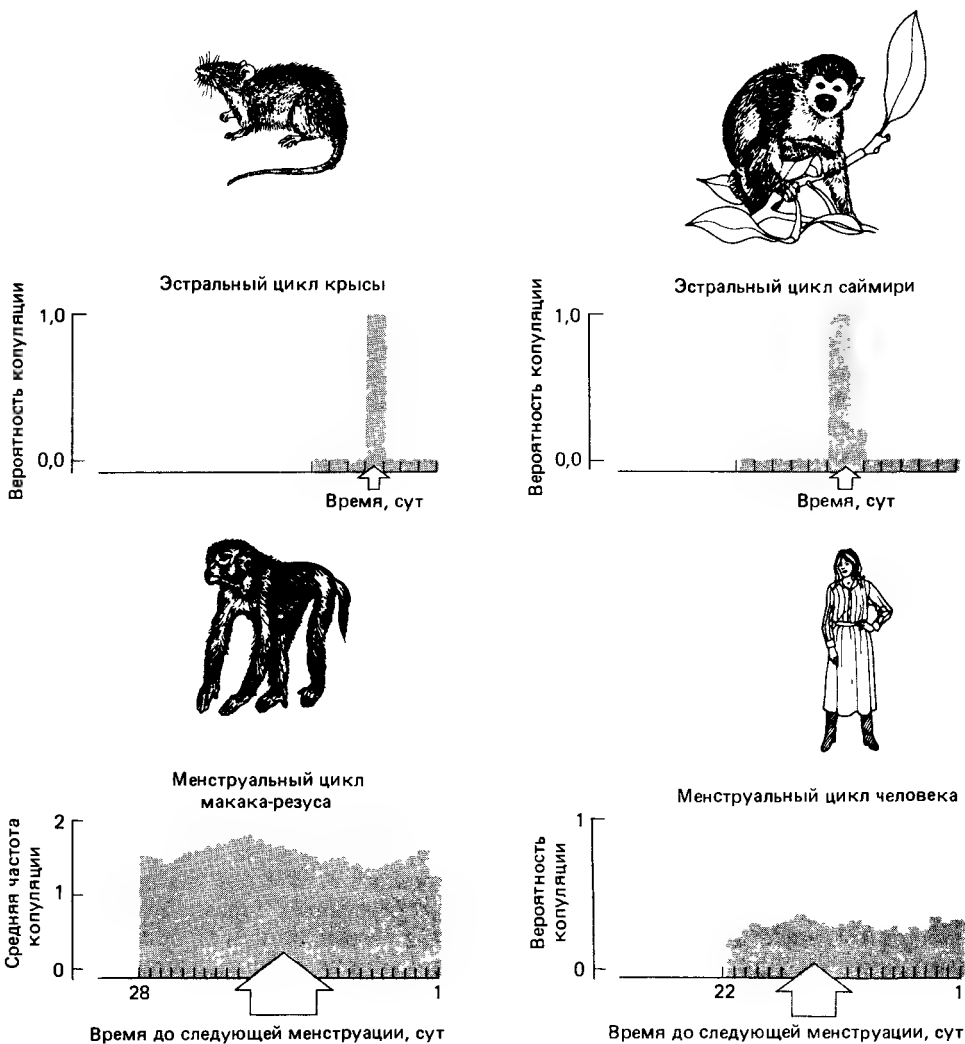


Рис. 10.6. Вероятность или частота копуляций в разное время в течение полового цикла у крысы, саймири, макака-резуса и человека. Стрелкой отмечен день овуляции. (По Daly, Wilson, 1978.)

правило, крупнее и сильнее женщин, хотя более вероятно, что это связано с разделением труда в семье (Passingham, 1982). Чтобы успешно вырастить детей, мужчина обычно должен заботиться о них, и в его интересах гарантировать свое отцовство. Альтернативная стратегия для мужчин — пользоваться всеми благоприятными возможностями для половых связей, не предусматривая родительского ухода за детьми, которые могут родиться в результате этого. В обществах, где существует строгая законодательная систе-

ма, этих возможностей может быть немного, но, очевидно, такие возможности часто представляются во время войн или других социальных потрясений.

Половые стратегии человека невозможно удовлетворительно объяснить только с эволюционной точки зрения. У людей имеются огромные возможности для нововведений, и значительная часть их закрепляется в качестве культурных традиций. В результате этого мы встречаем чрезвычайное разнообразие брачных обычаев в разных человеческих сообществах.

10.3. Система размножения и социальная структура

Успешная половая стратегия приводит к развитию определенной системы размножения, которая оказывает глубокое влияние на социальную организацию вида. Так, самец может максимизировать свою приспособленность, спариваясь с большим числом самок и становясь отцом большого числа потомков. Такая *полигиния* — хорошая стратегия при условии, что эти потомки доживут до половозрелости. Их выживание зависит от экологического окружения и от уровня затрат со стороны родителей, как самца, так и самки. У преуспевающего полигинного самца нет времени на заботу о своих потомках. Либо они должны родиться самостоятельными, либо самка должна быть в состоянии заботиться о них без его помощи. Полигиния обычно приводит к появлению нескольких преуспевающих самцов и большого числа самцов, не добившихся успеха. В этом случае гарем становится основным признаком социальной структуры, как у многих антилоп и оленей. Самцы соперничают за обладание самками, а молодые самцы вынуждены ждать удобного случая, чтобы спариться украдкой или вызвать доминантного самца на поединок.

При сравнении птиц и млекопитающих мы обнаруживаем, что полигиния гораздо более обычна среди млекопитающих. Самки млекопитающих хорошо приспособлены для выполнения родительских обязанностей, обеспечивая пищу (молоком) и тщательной материнской заботой своих детенышей. Самцы млекопитающих в меньшей степени приспособлены для того, чтобы заботиться о потомстве, хотя они и могут помочь, добывая пищу и защищая от хищников. Самцы птиц, напротив, так же хорошо приспособлены для заботы о потомстве, как и самки. Моногамия, при которой каждая взрослая особь спаривается только с одним животным противоположного пола, является необходимой стратегией, когда оба родителя необходимы для выращивания молодняка. Более 90% видов птиц моногамны. У некоторых моногамия сохраня-

ется на всю жизнь, когда спарившиеся животные затем остаются вместе постоянно или расстаются лишь на некоторое время по окончании сезона размножения. Многие мигрирующие птицы моногамны во время брачного сезона, но живут раздельно в остальное время года. У многих чаше сильна тенденция возвращаться к старому гнезду, где они встречаются каждый сезон со своим брачным партнером. Такая пара остается вместе всю жизнь, пока не происходит разрыв из-за невозможности одного из партнеров выполнять свои обязанности (Hart, 1964). У лебедей и гусей близкая связь половых партнеров сохраняется и вне сезона размножения.

Хотя полигиния необычна для пернатых, она часто наблюдается у выводковых птиц, таких, как фазаны, птенцы которых нуждаются в относительно небольшой заботе со стороны родителей. Птенцовую молодь приходится выкармливать, и для успешного выживания птенцов обычно требуется участие обоих родителей. *Поландрич*, при которой одна самка спаривается с двумя или более самцами, а самцы только с одной самкой, описана у американских якан (*Jacana spinosa*) (Jenni, Collier, 1972). Самки у них заметнее, склонны к территориальному поведению и доминированию в отличие от самцов. После спаривания самка откладывает яйца, которые насиживает исключительно самец. А самка в это время пытается найти другого самца, чтобы отложить следующую кладку.

В общем, образование парного союза связано с заботой о потомстве. У видов, характеризующихся промискуитетом, при котором как самцы, так и самки спариваются более чем с одним представителем противоположного пола, парного союза как такового нет и забота о потомстве минимальна. У других видов система размножения связана частично с условиями обитания, а частично с потребностями молодняка. Это хорошо видно при сравнении разных видов приматов.

Моногамия не типична для млекопитающих, однако она встречается у 14 или несколько большего числа видов приматов (Clutton-Brock, Harvey, 1977). У боль-

шинства приматов самцы почти не проявляют заботу о потомстве, хотя защищают семейную группу в случае опасности. У моногамных видов самцы более активно заботятся о потомстве (Passingham, 1982). Например, у мармозеток (*Collithrix*) и львиных игрунок (*Leontideus*) обычно рождается двойня. Самец носит их на себе (рис. 10.7) и возвращает матери только для кормления. Точно так же самец тити (рис. 10.8) проводит с малышами больше времени, чем мать. У человека беспомощный младенец обременяет мать, поскольку не может держаться на ней собственными силами. Ребенок, начинающий ходить, не поспевает за взрослыми, и мать вынуждена носить его. В примитивных сообществах эта зависимость может ограничивать частоту рождения детей одной женщиной, так как на ней лежит обязанность добывать пищу для семьи, о чем говорилось выше.

10.4. Социальная организация приматов

У приматов велико разнообразие типов социальной организации, что отражает разнообразие их образа жизни и экологии. У многих видов полуобезьян, в том числе у лемуров, лори и долгопятов, источники пищи очень рассредоточены. Живут эти обезьяны на деревьях, питаются насекомыми, и активность у них большей частью ночная. Образ жизни у них одиночный, а социальные контакты осуществляются лишь во время ухаживания и спаривания.

Моногамные виды, такие, как белорукый гиббон (*Hylobates lar*), защищают территорию, как большинство моногамных птиц. Детеныши окружены большой заботой и остаются с родителями до половозрелости.

Социальная организация гелад (*Theropithecus gelada*) очень похожа на то, что мы видим у некоторых антилоп, и, по-видимому, зависит от значительных сезонных изменений имеющихся пищевых запасов. Например, антилопы пала (*Aepycerus melampus*) образуют стада холостяков из одиноких самцов и гаремные стада из самок под контролем одного самца. Гела-

ды живут на горных лугах Эфиопии. Во время сухого сезона они образуют стаи определенного типа — гаремные, группы только из самцов и группы из молодых. Группы из самцов распространены наиболее широко, а это уменьшает конкуренцию за пищу между группами. В дождливый сезон, когда пищевые ресурсы обильны, эти группы собираются в большие стада, внутри которых гаремы сохраняют неприкосновенность.

Приматы, обитающие в местах с более стабильными пищевыми ресурсами, образуют группы с несколькими самцами. Например, восточная горная горилла (*Gorilla gorilla beringei*), питающаяся листьями и стеблями лесных растений, имеет небольшие индивидуальные участки. Эти животные держатся маленькими группами, во главе каждой из которых стоит самец с серебристой полосой на спине, но в группу входят и другие самцы. Они не защищают свои участки, которые могут перекрываться с участками других групп.

Павианы, обитающие в саванне, такие, как павиан анубис (*Papio anubis*), обычно живут стадами, образованными самцами и самками. Доминантные самцы имеют преимущественное право доступа к самкам, пище и воде. Они объединяются против соперников для удержания своего социального положения и против других особей стада при защите кормящих матерей и детенышей. Доминантные самцы также объединяются при защите против хищников. Богатые местообитания обычно привлекают большое количество хищников, и объединение самцов является значительным преимуществом в таких условиях.

Результаты сравнительных исследований (например, Brown, 1975) позволяют предположить, что в суровых условиях стадо павианов возглавляет один самец, тогда как в богатых местообитаниях в каждом стаде имеется группа объединившихся доминантных самцов. Плащеносные павианы гамадрилы (*Papio hamadryas*) из Эфиопии типичны для первой группы, тогда как желтый павиан (*P. cynocephalus*) представляет другую крайность. Павианы анубис (*P. anubis*) и медвежий (*P. ursinus*) в этом отношении образуют промежуточ-



Рис. 10.7. Мармозетки. Отец с двумя детенышами-близнецами. (Фотография Ron Garrison © Zoological Society of San Diego.)



Рис. 10.8. Пара тити. (Фотография Ron Garrison © Zoological Society of San Diego.)

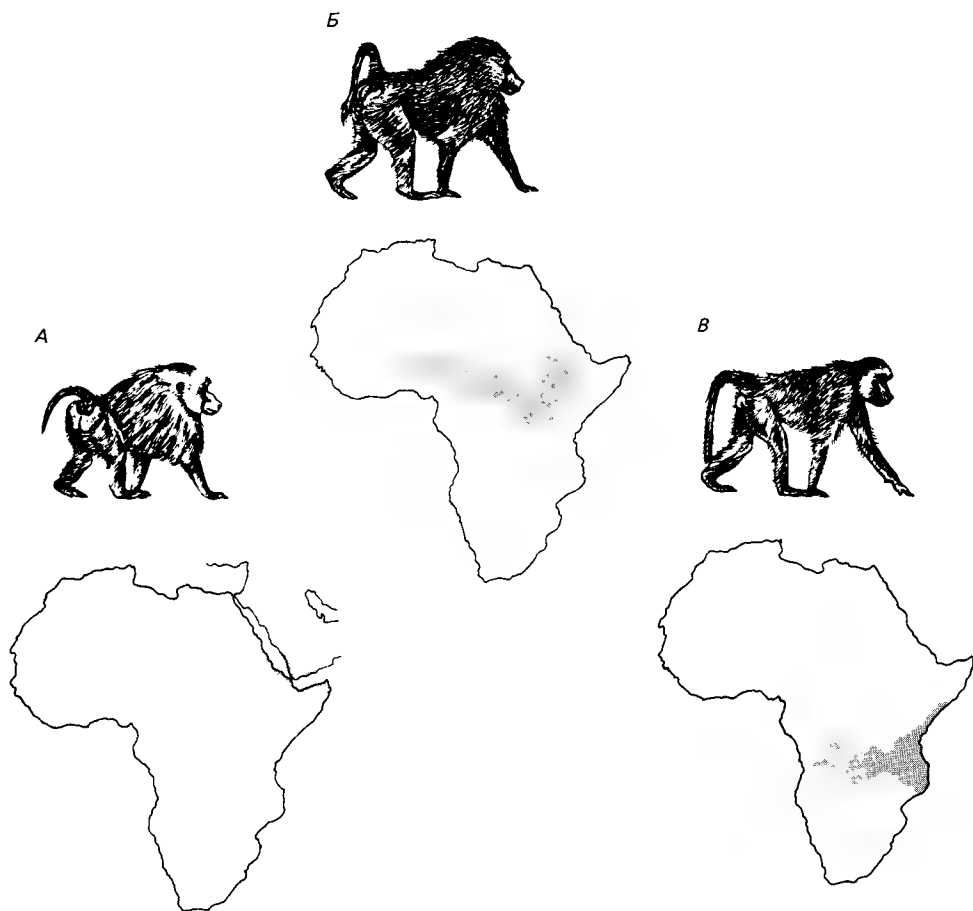


Рис. 10.9. Распространение павианов в Африке. У самца планетосного павиана гамадрида (А) большая грива, а на одного доминантного самца приходится большое число самок. Павиан лихобое (В) занимает в этом отношении среднее положение, а у желтого павиана (В) маленькая грива, а на одного самца приходится лишь несколько самок. (По Dorst, Dandelot, 1969.)

ную ступень (см. рис. 10.9). Павианы гамадриды подвергаются сильному половому отбору, и доминантных самцов легко отличить по большой гриве. Соперничество самцов гораздо менее интенсивно у желтых павианов, и у них в гораздо меньшей степени выражен половой диморфизм.

Сотрудничество является отличительной чертой поведения человека. Первообытные люди, очевидно, охотились вместе и делили добычу на всех (Isaac, 1978). Как и у других приматов, у человека существует разделение труда между полами. В сообществах шимпанзе охотятся самцы, тогда как самки гораздо чаще, чем

самцы, собирают термитов (McGrew et al., 1979). В племенах туземцев, живущих и в наши дни охотой и собирательством, мужчины занимаются в основном охотой, тогда как женщины собирают растительную пищу (Lee, DeVore, 1968). Новорожденные у человека крайне беспомощны, так что женщины часто ограничены в своей трудоспособности. Человек не единственный вид с таким типом социальной организации. Самки гиеновой собаки (*Lycaon pictus*) некоторое время держатся в норах со щенками и целиком зависят в это время от совместной охоты самцов и от того количества мяса, которое принесено домой для дележки.

Человек уникален среди млекопитающих разделением труда внутри полов (Passingham, 1982). Различные индивидуумы играют разную роль, значительно увеличивая, таким образом, эффективность кооперации. Например, пигмеи племени мбути объединяются для охоты на слонов. Один человек останавливает сло-

на спереди, в то время как второй сзади перерезает сухожилие на одной ноге, а затем на другой (Turnbull, 1966). Такие охотники общаются при помощи жестов, чтобы остаться незамеченными жертвой. Таким же образом первобытные люди могли достичь сложной кооперации, не пользуясь языком.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Основная эволюционная задача для самца состоит в привлечении самок в условиях конкуренции со стороны других самцов. Основной эволюционной задачей для самок является выбор полового партнера, который обеспечил бы свое потомство наибольшими шансами для выживания и последующего воспроизведения.
2. Ухаживание включает состязание самца в умении «предложить товар» и самки в умении отказаться от него. Скромность помогает самке оценить пригодность самца в качестве возможного полового партнера и может также поощрять самца к большему вкладу в будущее потомство.
3. Половые стратегии, принимаемые самцами, могут включать агрессивное соперничество, конкуренцию спермиев и спаривания украдкой. Различные стратегии могут использоваться на различных стадиях жизненного цикла.
4. Половая стратегия у человека тесно связана с хорошо развитой заботой о потомстве. Стратегия женщин включает длительные периоды сексуальной восприимчивости, которая поддерживает длительное внимание полового партнера. Стратегия мужчин включает соперничество при ухаживании и агрессивность при защите женщин. Как результат культурных нововведений существует значительное разнообразие брачных обычаев в различных человеческих обществах.
5. Половая стратегия приводит к конкретному типу системы размножения, которая оказывает глубокое влияние на социальную организацию вида. Разнообразные примеры этого можно найти у приматов.

Рекомендуемая литература

Halliday T. R., (1980). Sexual Strategy, Oxford University Press, Oxford.

Часть II.

Механизмы поведения

Во второй части книги мы подходим к животным как к машинам. Рассматривая отдельный организм, мы задаемся вопросом, как он приспосабливается к изменениям окружающей среды, и ищем механическое объяснение. Как объяснить изменения в поведении животных, исходя из их непосредственных причин?

В идеале хотелось бы описать механизмы поведения с точки зрения определяющих их физиологических реакций, т. е. событий, происходящих в мозгу и в других частях нервной системы. Однако нашего знания физиологии для этого еще недостаточно. Даже если бы это было возможно, физиологические тонкости могут оказаться не самым подходящим средством для объяснения сложного поведения. Поэтому мы обращаемся к альтернативным способам описания его механизмов: физиологическому подходу, более абстрактному анализу на уровне управляющих систем и психологическому методу. Каждый из них имеет своих сторонников, но не следует считать, что эти подходы конкурируют между собой; скорее, они дополняют друг друга, делая упор на разные аспекты поведения.

II.1.

Восприятие у животных

В этих трех главах мы рассматриваем нервную и сенсорные системы животных. В главе II описаны основные элементы нервной, сенсорной и мышечной систем. Затем следует обзор нервных систем беспозвоночных и позвоночных животных. Мы стремимся дать общую картину физиологического аппарата, характерного для разных видов всего животного царства.

В гл. II рассмотрены главные сенсорные системы, включая хеморецепцию, слух и зрение. Обсуждаются также три разных подхода к восприятию. Гл. III посвящена экологическим аспектам сенсорных систем, в особенности специальным сенсорным адаптациям животных, обитающих в неблагоприятных средах.

Иоганнес Мюллер (1801–1858)



(BBC Hulton Picture Library.)

Иоганнес Петер Мюллер, сын бедного сапожника, положил начало экспериментальной физиологии в Германии и в значительной степени определил наше представление об организме как о машине. У Мюллера было много знаменитых учеников, в том числе Дюбуа-Реймон, Гельмгольц, Генле, Кёлликер, Ремак, Рейхерт и Вирхов. Он был в числе пионеров многих разделов биологии, в частности сенсорной физиологии и морской зоологии. Им опубликована монументальная книга «Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen» («Руководство для лекций по физиологии человека»), переведенная на английский язык У. Бейли и изданная в 1827 г. под названием «Elements of Physiology» («Элементы физиологии»). Самым важным вкладом Мюллера в изучение поведения является его доктрина «специфических нервных энергий». До этого считали, что каждое отдельное событие в окружающей среде (стимул) действует на сенсорные нервы специфическим для этого стимула образом. Мюллер открыл, что данный нерв всегда производит один и тот же тип ощущения независимо от способа стимуляции. Так, падающий на глаз свет вызывает зрительное ощущение, но такой же эффект производит и механическое раздра-

жение, например удар по глазу, а также электрическое раздражение зрительного нерва. Если бы можно было соединить со зрительным нервом наше ухо, то звуковая стимуляция тоже вызвала бы зрительное ощущение. Таким образом, важен не орган чувств, а нервы, передающие сенсорные сообщения тем частям головного мозга, которые получают зрительную, слуховую, тактильную и обонятельную информацию и переводят ее в соответствующие ощущения. Органы чувств преобразуют различные формы внешней стимуляции, например, свет, тепло и механическую энергию в электрический потенциал, который могут зарегистрировать рецепторные клетки, т.е. клетки, составляющие часть органа чувств и связанные с другими клетками нервной системы. Доктрина специфических нервных энергий основной организующий принцип сенсорной физиологии. Она устраняет все прежние спекуляции относительно роли органов чувств в восприятии, ясно показывая, что они прежде всего являются преобразователями одной формы энергии в другую. Хотя некоторая фильтрация стимула может происходить на периферии, именно головной мозг сортирует и классифицирует поступающую информацию, исходя только из интенсивности стимуляции периферических сенсорных нервов. Отчасти благодаря трудам Мюллера и его учеников Дюбуа-Реймона и Гельмгольца стало известно, что импульсы, бегущие по определенному аксону, обладают измеримой величиной и скоростью распространения, характерными именно для данной нервной клетки; это означает, что она может передавать сообщения только об интенсивности стимуляции. Другую информацию о природе стимула мозг может получать, только интегрируя информацию, поступающую от многих нервных клеток.

11. Нервная регуляция поведения

В этой главе мы рассмотрим нервную регуляцию поведения, начиная с изложения ее общих принципов; затем дадим обзор типов нервной системы, встречающихся у животных, и проследим, как общая организация нервной системы соотносится с поведением.

11.1. Нервные клетки

Нервная система состоит из нервных клеток, называемых *нейронами*, которые специализированы для передачи информации от одной клетки другой. У каждого нейрона имеется тело с ядром и множество ветвящихся отростков (рис. 11.1). Обычно у клетки много коротких отростков, называемых *дендритами*, и один длинный — *аксон*. Дендриты образуют связи с близлежащими нейронами, а аксоны проводят сигналы на сравнительно большие расстояния.

Мембрана нейрона обычно поляризована. Иными словами, между ее наружной и внутренней поверхностью имеется электрический потенциал, который в неактивном нейроне называется *потенциалом покоя* и создает устойчивое состояние готовности, сходное с состоянием электрической батареи, накопившей энергию, которая высвобождается в случае надобности. Потенциал покоя обусловлен неодинаковыми концентрациями ионов K^+ внутри и снаружи клетки. Когда клетка находится в состоянии покоя, внутренний заряд отрицателен по отношению к наружному. При деполяризации клетки ее мембранный потенциал снижается по направлению к нулю (рис. 11.2). Когда же мембранный по-

тенциал становится более отрицательным, говорят, что клетка «гиперполяризована».

Если потенциал покоя падает ниже определенного порогового значения, вдоль мембраны распространяется *потенциал действия*. Он длится недолго и вызывается закономерными изменениями относительных концентраций ионов Na^+ и K^+ по обе стороны мембраны (рис. 11.3). Потенциал действия проходит к концу аксона в виде электрической волны. Он всегда имеет одну и ту же амплитуду (высоту), обычно зависящую от диаметра аксона. По более крупным аксонам распространяются более высокие потенциалы действия (и с большей скоростью), чем по более тонким аксонам.

После прохождения каждого потенциала возникает рефрактерный период, в течение которого мембрана восстанавливает свое нормальное ионное равновесие и нормальный потенциал покоя. Поскольку во время рефрактерного периода новый потенциал действия возникнуть не может, рефрактерные свойства аксона определяют максимальную частоту потенциалов действия.

Когда возникает потенциал действия, говорят, что нейрон «разряжается». Этот потенциал часто проявляется в виде пика (спайка) на экране осциллографа, приспособленного для измерения мембранных потенциалов с помощью электродов, введенных в нервную ткань. Нейрон разряжается по закону «все или ничего» (или возникает полный спайк, или же его совсем нет), причем частота разряда ограничена рефрактерными свойствами нейрона

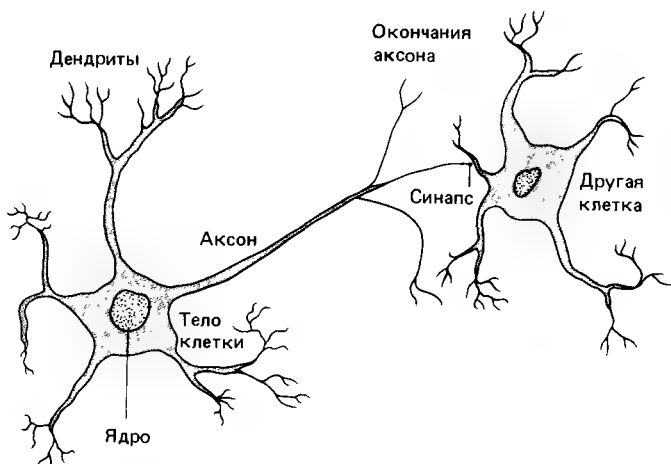


Рис. 11.1. Одна нервная клетка образует синаптический контакт с другой.

и зависит от силы его стимуляции. Таким образом, сообщение, которое посылает нейрон, кодируется частотой (рис. 11.4).

Мембраны аксонов и дендритов не образуют физических связей с другими нейронами, а очень близко подходят к ним в соединениях, называемых *синапсами*. Обычно в синапсе выделяются очень малые количества химических *нейромедиаторов*, которые влияют на потенциал покоя воспринимающей мембраны и, следовательно, на готовность воспринимающего нейрона генерировать потенциалы действия.

Нейроны могут быть стимулированы другими нейронами, повреждением или сенсорными рецепторами. Во всех случаях принцип один и тот же. Стимуляция вызывает изменение мембранного потенциала, и когда он достигает порогового уровня, генерируется потенциал действия. Теперь рассмотрим, как этот процесс происходит в сенсорных рецепторах.

11.2. Сенсорные рецепторы

Сенсорные рецепторы — это специализированные (часто нервные) клетки, ответственные за преобразование и передачу информации. Как и обычные нервные клетки, они имеют дендриты и один или более аксонов. Рецепторы специализированы в соответствии с той энергией среды,

на которую они реагируют. Например, *фоторецепторы* содержат пигменты, которые химически изменяются под действием света, и при такой стимуляции возникает электрический потенциал. В *механорецепторах* происходят электрохимические изменения вследствие деформации мембраны клетки. Преобразование энергии окружающей среды превращается в градуальный электрический потенциал, называемый *генераторным потенциалом*, который обычно пропорционален интенсивности стимуляции рецептора. Когда генераторный потенциал достигает определенного порогового уровня, он запускает потенциал действия, который бежит по

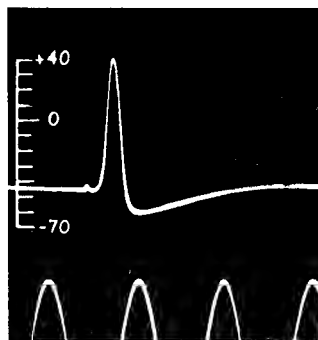


Рис. 11.2. Потенциал действия гигантского аксона кальмара. (Hodgkin, Huxley, 1945.)

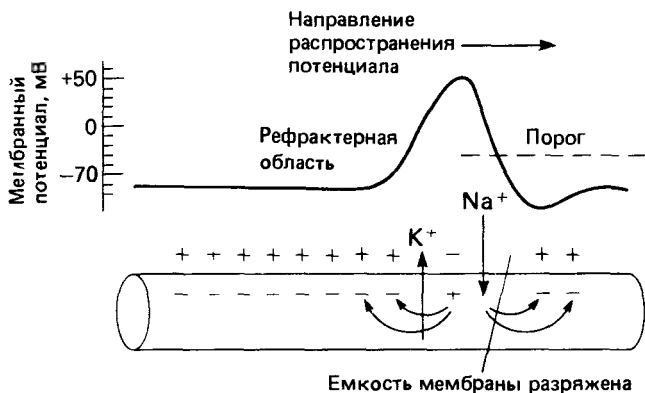


Рис. 11.3. Распространение потенциала действия благодаря прохождению ионов K^+ и Na^+ через мембрану аксона.

аксону рецепторной клетки. В этом заключается передаточная часть сенсорного процесса, причем информация обычно кодируется так, что, чем сильнее стимул, тем выше частота потенциалов действия.

В отсутствие стимуляции генераторный потенциал постепенно снижается до уровня покоя. Когда он падает ниже порогового значения, потенциалы действия перестают генерироваться. При возобновлении стимуляции может возникнуть короткая задержка (латентный период), пока генераторный потенциал возрастает от уровня покоя до порогового. При прерывистой стимуляции он ритмически повышается и понижается, генерируя залпы потенциалов действия. Однако, если частота прерывистой стимуляции достаточно высока, генераторный потенциал может не успевать снизиться в перерывах между стимулами, и тогда генерация потенциа-

лов действия станет непрерывной. Этим объясняется то, что при очень высокой частоте прерывистой стимуляции мы не способны отличать ее от непрерывной. Этот феномен слияния мельканий присущ всем органам чувств, что наиболее очевидно в случае зрения. Тот факт, что быстро мелькающий свет вызывает такое же зрительное ощущение, что и постоянный, делает возможным телевидение и кино.

Потенциалы действия, передающие сенсорную информацию, ничем не отличаются от любых других нервных импульсов. Их величина определяется размерами аксона, а частота – силой стимуляции. Каждый тип рецепторов посылает импульсы прямо или опосредованно в определенный отдел мозга. Испытываемые ощущения зависят не от типа рецептора или сообщений, которые он посылает, а от той части

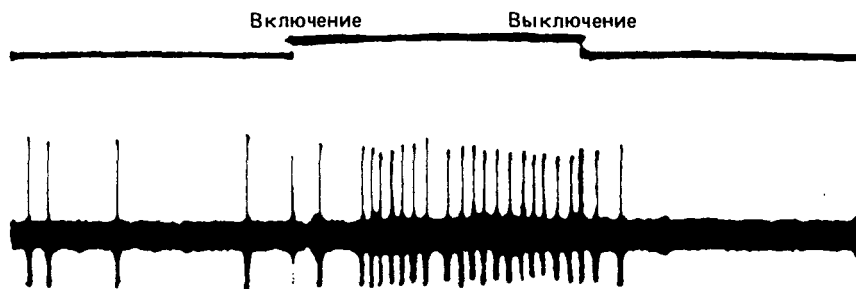


Рис. 11.4. Внеклеточное отведение нервных импульсов от нейрона в зрительной системе кошки. Обратите внимание на повышение частоты импульсации при включении стимула. (Guthrie, 1980.)

мозга, которая принимает эти сообщения. От головного мозга зависит также локализация ощущения. Так, например, при боли нервные волокна от кисти посылают сигналы в одну часть мозга, от предплечья в другую и т. п. «Боль», испытываемая мозгом, локализуется в той части тела, откуда пришло сообщение. Это явление иллюстрируется сообщениями людей, перенесших ампутацию конечностей, которые жалуются на болевые ощущения, идущие, как им кажется, от удаленной (фантомной) конечности. Раздражение перерезанных нервных окончаний посылает импульсы в те части мозга, которые были связаны с ампутированной конечностью. Мозг истолковывает поступающие сигналы как идущие от утраченной конечности, и возникающие ощущения зависят от того, какой нерв раздражен. От такой фантомной конечности могут приходить также ощущения тепла, холода или прикосновения.

11.3. Мышцы и железы

Нервная система управляет поведением и до некоторой степени внутренней средой животного (см. гл. 15). Это управление производится приказами, отдаваемыми мышцам и железам.

В мышечных клетках имеются сложные белковые молекулы, способные к сокращению и расслаблению. Нервные окончания связаны с мышцами через синапсы, сходные с теми, какими соединены друг с другом нейроны. Придя в нервно-мышечное соединение, нервные импульсы вызывают электрические потенциалы, заставляющие мышцу сокращаться. Ее расслабление возникает при отсутствии стимуляции. Сокращаясь, мышца укорачивается, если этому не препятствует удерживание обоих ее концов. При расслаблении мышца может удлиниться, но только если ее растягивают другие мышцы или какая-нибудь внешняя сила. Мышцы обычно расположены антагонистическими, противодействующими друг другу группами. У некоторых беспозвоночных, например у кольчатых червей, мышечному сокращению может препятствовать гидростати-

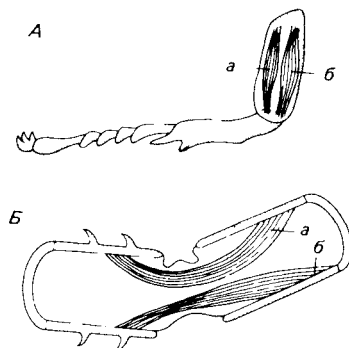


Рис. 11.5. Механическое сопряжение мышц и скелета в ноге насекомого. Мышцы заключены в скелет. А. Мышца *a* — сгибатель (сгибает конечность), мышца *б* — разгибатель (выпрямляет конечность). Б. Мышцы проходят через сустав; отношения обратные: мышца *a* — разгибатель, мышца *б* — сгибатель.

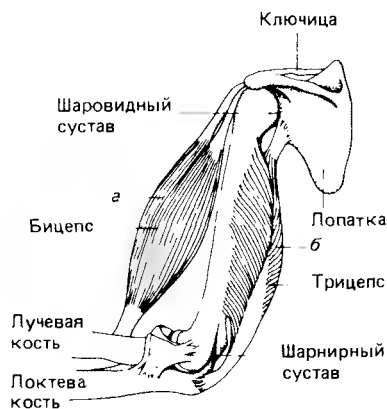


Рис. 11.6. Механическое сопряжение мышц и скелета в руке человека. Мышцы лежат снаружи скелета. Мышца *a* — сгибатель, мышца *б* — разгибатель.

ческое давление, повышающееся при сжатии мускулатурой части полости тела. Это давление заставляет мышцы удлиняться при расслаблении. У других беспозвоночных, например членистоногих, мышцы находятся внутри жесткого наружного скелета, который образует не-

обходимую систему рычагов для антагонистических групп мышц (рис. 11.5). У позвоночных животных такой системой служит внутренний скелет, а мышцы расположены так, что тянут его части в противоположные стороны (рис. 11.6). Одна группа мышц расслабляется, когда другая сокращается.

Некоторые железы находятся под нервным контролем. У позвоночных к ним относятся, например, слюнные железы, мозговая часть надпочечников, вырабатывающая адреналин, и задняя доля гипофиза, в которой образуется несколько важных гормонов. Секреты этих желез могут влиять на поведение косвенно, воздействуя на внутреннее состояние животного, как будет показано в конце этой главы.

11.4. Соместетическая система

Головному мозгу животного важно получать информацию о состоянии организма. За положением конечностей, давлением на внутренние органы, температурой разных частей тел и многими другими свойствами следит *центральная нервная система* (ЦНС) посредством внутренних рецепторов (интероцепторов), расположенных в «стратегически важных» пунктах. Эта система, ответственная за телесные ощущения, называется *соместетической*.

В коже, скелетных мышцах¹ и внутренних органах позвоночных находится множество типов рецепторов. Некоторые из них показаны на рис. 11.7. Беспозвоночные также имеют широкий диапазон рецепторов. Человек обладает пятью типами кожных рецепторов, вызывающих ощущения прикосновения, давления, тепла, холода и боли. Болевых рецепторов много, в 27 раз больше, чем холодовых, и в 270 раз больше, чем тепловых. Некоторые кожные рецепторы отличаются быстрой сенсорной адаптацией. В ответ на ступенчатое изменение стимуляции частота

нервных импульсов быстро повышается, а затем снижается до уровня покоя. Это значит, что рецептор служит хорошим индикатором изменений в силе стимуляции, но плохим индикатором ее абсолютного уровня. Это дает преимущества в тех случаях, когда от кожных рецепторов требуется быстрая информация об изменениях среды, которые могут подействовать на организм, например об изменениях температуры.

Рецепторы, расположенные глубоко в теле, выполняют множество разнообразных функций, в том числе отмечают изменение кровяного давления, напряжение мышц, количество соли в крови и т. д. Мы не осознаем непосредственно информацию, передаваемую большинством интероцепторов. Они не вызывают ощущений. Иногда их действия комбинируются, давая ощущения голода, жажды или тошноты, но это происходит вследствие сложных процессов в мозгу, которые не всегда связывают ощущение с определенными частями тела. Вероятно, это объясняется тем, что действие, которое должно быть произведено в ответ на голод и жажду, является гораздо менее непосредственным, чем ответ на прикосновение или поверхностное изменение температуры.

Ориентация животных по отношению к силе тяжести или внешним стимулам, подобным свету, отчасти зависит от информации о пространственном соотношении разных частей тела. У млекопитающих такая информация поступает от вестибулярной системы и рецепторов в суставах, мышцах и сухожилиях. Суставные рецепторы дают информацию об угловом положении каждого сустава (Howard, Templeton, 1966). В сухожилиях млекопитающих заложены сухожильные рецепторные органы Гольджи, чувствительные к напряжению. Они посылают сигналы в спинной мозг и участвуют в простом рефлекс, который противодействует повышению мышечного напряжения.

В мышцах находятся мышечные веретена, чувствительные к изменениям длины мышцы (рис. 11.8). Они состоят из видоизмененных мышечных волокон, вокруг средней части которых закручено спиральное нервное окончание, называемое

¹ Рецепторы в скелетных мышцах обычно объединяют в кинестетическую систему.— Прим. перев.



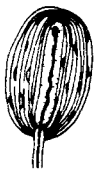
Нервное сплетение вокруг волоса
(прикосновение)



Концевая колба Краузе
(холод)



Окончание Рuffини
(тепло)



Тельце Пачини
(глубокое давление)



Тельце Мейснера
(прикосновение)



Нервное окончание
(боль)

Рис. 11.7. Некоторые рецепторы, лежащие в коже, и виды чувствительности, с которой они связаны (По Keeton, 1972)

первичным (или аннулоспиральным) окончанием. При удлинении мышцы веретено растягивается и посылает быстрые сигналы в спинной мозг. Встречаются также вторичные гроздевидные окончания, посылающие более медленные сигналы. Во многих веретенах млекопитающих имеются и первичные, и вторичные окончания, а в других только первичные (Prosser, 1973). Эти веретена участвуют в простом рефлекс, который противодействует удлинению мышцы.

Мышечные веретена заключены в фузiformную соединительную ткань, и их мышечные волокна называются *интрафузальными* в противоположность обычным – *экстрафузальным*. Последние иннервируются *альфа-мотонейронами*, тела которых находятся в спинном мозгу. У млекопитающих интрафузальные волокна иннервируются более мелкими *гамма-мотонейронами*, поддерживающими веретено в тоническом состоянии активности, благодаря чему для его активации требуется меньшее мышечное растяжение. Поскольку мышечные веретена расположены параллельно экстрафузальным волокнам, при сокращении мышцы они

склонны к расслаблению. Гамма-нейроны могут приказывать интрафузальным волокнам напрячься, в результате чего веретено сохранит состояние готовности (рис. 11.9).

У птиц мышечные веретена напоминают веретена млекопитающих и экстра- и интрафузальные волокна расположены параллельно. Но у ящерицы *Tiliqua* мышечные веретена, по-видимому, лежат последовательно с экстрафузальными волокнами (Prosser, 1973). Рептилии и амфибии лишены гамма-мотонейронной системы: как интра-, так и экстрафузальные волокна связаны у них с альфа-мотонейронами. У рыб нет мышечных веретен, но в их волокнах находятся рецепторы, чувствительные к их угловой скорости.

У членистоногих имеется множество видов рецепторов растяжения; они делятся на два главных типа: 1) лежащие между элементами наружного скелета и реагирующие на вибрации в кутикуле; 2) прикрепленные к сухожилиям и сигнализирующие об изменениях растяжения и давления (Prosser, 1973). Так, крабы обладают рецепторами, которые сигнализируют о положении и движении сустава, а у падальных мух сигналы рецепторов растяжения

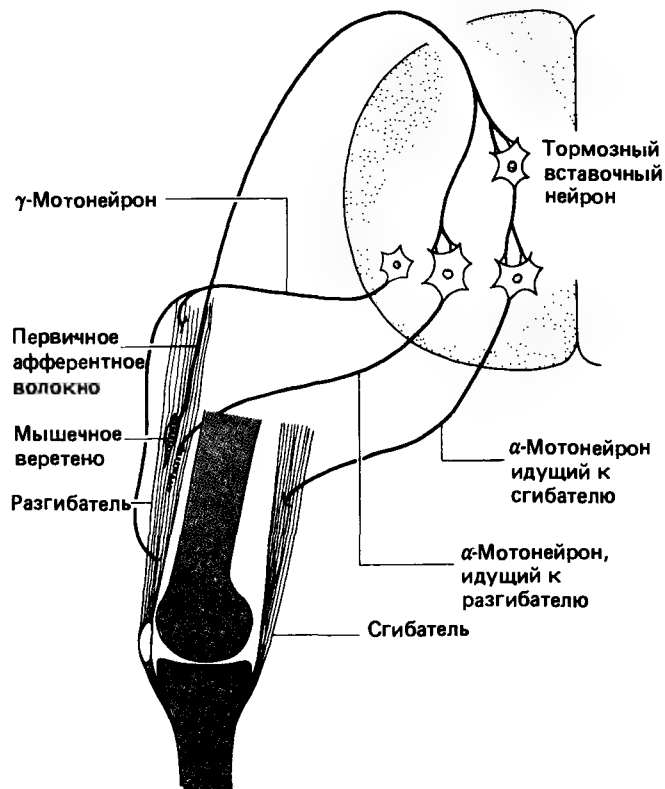


Рис. 11.8. Мышечное веретено млекопитающего.

в кишке тормозят поедание пищи, когда кишка заполнена.

Большинство биологов согласится с тем, что одним из главных эволюционных направлений в животном мире является

совершенствование нервной системы: Таким образом, чтобы проследить эволюцию сенсорных процессов, по-видимому, разумно ориентироваться на сложность ее устройства. Однако мы располагаем лишь

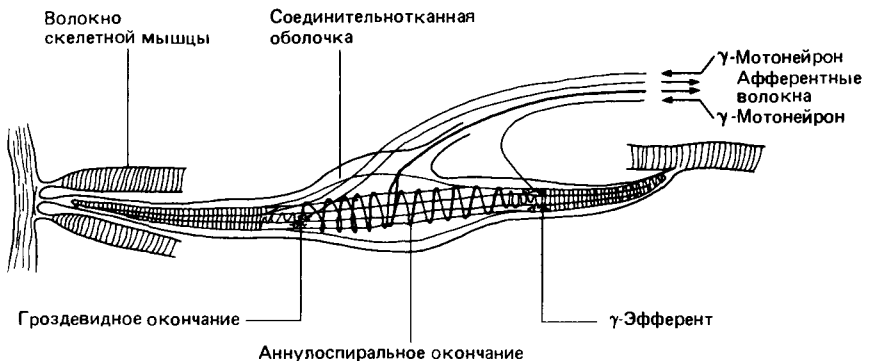


Рис. 11.9. Иннервация мышечного веретена.

очень немногими прямыми данными о нервной системе в прошлом, так как мягкая нервная ткань редко сохраняется в окаменелом состоянии. Косвенные сведения иногда можно получить по остаткам скелета, в особенности по хорошо сохранившемуся черепу позвоночных. Большая часть наших выводов об эволюции нервной системы получена при изучении современных представителей типов животных, о которых известно, что они мало изменились за миллионы лет.

11.5. Нервная система у беспозвоночных животных

Нервную систему можно определить как организованную совокупность нервных клеток и сопутствующих им клеток иных типов (Bullock, 1977). Это определение включает в себя рецепторы, но не касается эффекторных органов, т. е. желез и мышц. У всех животных нервные клетки обладают общими чертами, по которым их легко отличить от других клеток. К таким чертам относятся градуальные электрические потенциалы в рецепторных клетках и синапсах и имеющие характер импульсов потенциалы действия, которые проводят информацию по аксонам. Эти свойства являются хотя и не универсальными, но типичными для описанных выше нейронов. Важные исключения из общего правила встречаются у некоторых примитивных животных и простейших.

Простейшие, будучи одноклеточными организмами, не имеют настоящей нервной системы. Хотя они обладают несомненными сенсорными способностями и зачаточным поведением, у них, по-видимому, нет специализированных внутриклеточных органелл, проводящих возбуждение (Bullock, 1977). Вместо этого они сами, очевидно, организованы по принципам, аналогичным тем, какие управляют физиологией нейронов. Таким образом, простейшее животное сходно с рецепторной клеткой, снабженной эффекторными органеллами.

Кишечнополостные самые простые животные с истинной нервной системой. Их нервные клетки передают информацию друг другу посредством различных нерв-

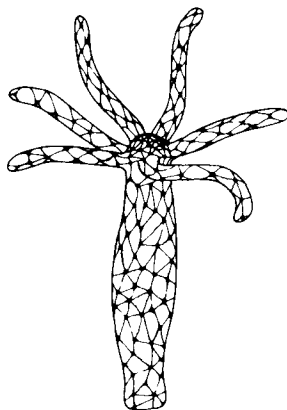


Рис. 11.10. Нервная сеть гидры. (The Oxford Companion to Animal Behaviour. 1981.)

ных импульсов и синапсов. У кишечнополостных нет ЦНС, хотя иногда нервные клетки могут быть организованы в простые ганглии. Часто эти клетки образуют *нервные сети*, способные к диффузному проведению возбуждения по всему телу, как у гидры (рис. 11.10).

Гидра имеет рецепторные клетки, реагирующие на прикосновение и химические стимулы. У некоторых кишечнополостных встречаются также фоторецепторы. Рецепторы посылают информацию через синапсы другим нервным клеткам, но по сравнению с позвоночными нервные импульсы распространяются у них очень медленно. Нервная сеть координирует движения животного еще не совсем ясным способом. Движения совершаются медленно, и поведенческий репертуар весьма ограничен. Научение не обнаружено, если не считать формы простого привыкания. При многократных прикосновениях к ротовому отверстию гидры или актинии они сначала рефлекторно закрывают его, но при дальнейшей повторной стимуляции эта реакция постепенно исчезает. Известно, что это привыкание объясняется сенсорной адаптацией и обычно не рассматривается как истинное научение.

Среди кишечнополостных медузы обладают двумя важными особенностями более развитых нервных систем. У них имеются образования, которые, вероятно, можно было бы назвать первыми ганг-

лиями и органами чувств. Эти ганглии лежат в краевых тельцах, иннервирующих фоторецепторы истатоцисты. Краевые тельца содержат четыре или более разных типов нейронов, связанных между собой (Bullock et al., 1977). *Статоцисты* служат для определения направления силы тяжести. В них находится маленький округлый камешек, *статолит*, положение которого в полости этого органа регистрируется механорецепторами в стенке статоциста, как показано на рис. 11.11. Эти рецепторы дают информацию о силе тяжести на основе распределения окружающей их не-нервной ткани, это делает статоцист настоящим органом чувств. Интересно, что такое довольно замысловатое устройство появляется одновременно с относительно сложным элементом нервной системы — ганглиями в краевых тельцах. Сочетание специализированных образований нервной системы и особых органов чувств — общая черта эволюции сенсорных процессов.

Дальнейший прогресс в организации нервной системы прослеживается у плоских червей (Plathelminthes). В отличие от кишечнополостных, но подобно большинству других беспозвоночных плоские черви обладают двусторонней симметрией, имеют голову и хвост. Рецепторы преимущественно сосредоточены в области головы, а не рассеяны по всему телу. Нервная система тоже сконцентрирована в голове в форме переднего, или головного, ганглия, который представляет собой простой мозг. От головного ганглия вдоль тела идут два нервных ствола, соединенные друг с другом нервами в виде лестницы (рис. 11.12). От нервных стволов ко всем частям тела отходят в виде сети нервные волокна. Головной ганглий и нервные стволы образуют вместе ЦНС, а сеть из нервных волокон составляет *периферическую нервную систему*. Такое разделение присуще большинству беспозвоночных и всем позвоночным, а у плоских червей проявляется в самой примитивной форме. Как правило, в ЦНС сосредоточена большая часть тел эффекторных нейронов, а в периферической нервной системе находятся рецепторы.

У плоских червей, например у плана-

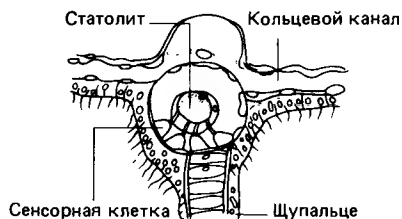


Рис. 11.11. Статолит (сенсор силы тяжести) медузы. Он образован различными тканями, следовательно, является истинным органом чувств.

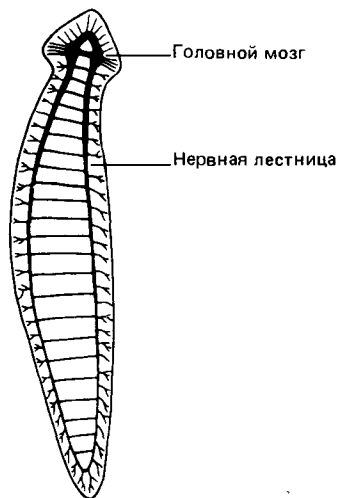


Рис. 11.12. Нервная система плоского червя. (The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

рий, сенсорные клетки на голове реагируют на прикосновение, температуру и химический состав воды. У планарий имеются также два глаза, представляющие собой скопление фоторецепторов. Сигналы от сенсорных клеток передаются в головной ганглий. По нервным стволам импульсы проводятся быстрее, чем в нервных сетях, в связи с чем поведение у плоских червей более разнообразно и определено, чем у кишечнополостных. Они быстро обнаруживают пищу и приближаются к ней, избегают сильного света и вредных химических веществ и, по-видимому, способны к зачаточному научению. В простом Т-образном лабиринте планарий,

рии научаются сворачивать предпочтительно в одну сторону, чтобы избежать прикосновения палочки. Имеются также данные о выработанных реакциях на свет, но сведения эти противоречивы.

Более развитые беспозвоночные организованы по общему плану, в основе которого лежит строение аннелид, или кольчатых червей. Эти черви обладают довольно сложной нервной системой, типичная формула которой представлена у дождевых червей рода *Lumbricus* (рис. 11.13). В области головы находится пара надглоточных ганглиев, которые соединены с парой ганглиев, лежащих под глоткой. Эти подглоточные ганглии являются первыми в цепочке ганглиев центрального нервного ствола по одному в каждом сегменте червя. Многие аннелиды обладают системой гигантских волокон, содержащих аксоны большого диаметра с высокой скоростью проведения, которые участвуют в реакциях быстрого избегания опасности. Рецепторы кольчатых червей большей частью представлены отдельными элементами — хемо-, механо- и фоторецепторами. У некоторых видов появляются настоящие органы чувств, например вкусовые почки в коже *Lumbricus* и глаза у свободноплавающей полихеты *Alciopé*. Аннелиды обладают весьма ограниченным поведенческим репертуаром и способны лишь к зачаточному научению.

У членистоногих общий план строения нервной системы сходен с наблюдающимся у аннелид и включает центральную нервную цепочку с парой ганглиев в каждом сегменте и поперечными связями, называемыми *комиссурами*. У них имеется дорсальный передний мозг с окологлоточными связями, идущими к центральной цепочке. У примитивных членистоногих ясно различимо сегментарное строение, но у более развитых форм ганглии в значительной степени слиты друг с другом (рис. 11.14). Это слияние ганглиев характерно для эволюции нервной системы беспозвоночных и связано с возрастающей сложностью их сенсорной системы и поведения. Многие членистоногие, в том числе креветки, омары, скорпионы и некоторые насекомые, обладают системой гигантских волокон. Сигналы, про-

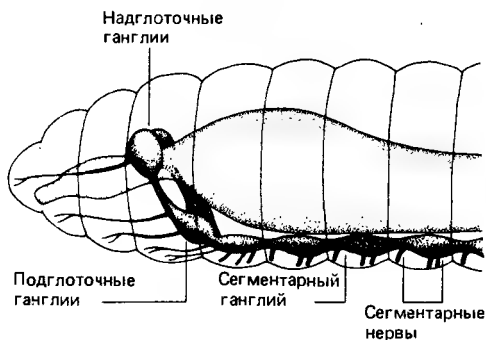


Рис. 11.13. Нервная система дождевого червя. (The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981)

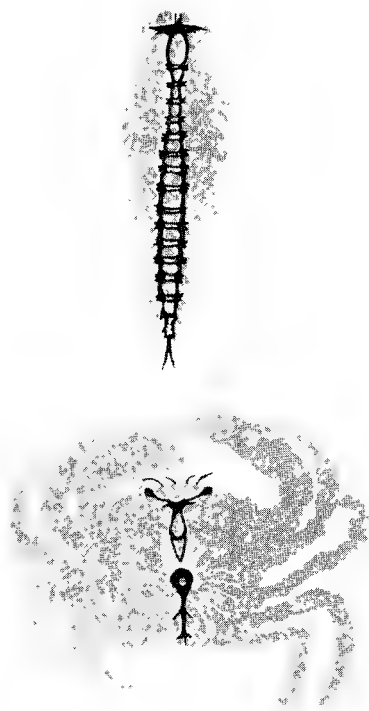


Рис. 11.14. Цефализация у ракообразных. *Вверх* — Головной мозг и брюшная цепочка жаберного ракообразного. *Вниз* — Головной мозг и брюшная цепочка краба

ходящие по ним, обычно вызывают быстрый удар хвостом или прыжок, которые у этих животных составляют элемент поведения избегания.

У членистоногих больше разнообразных типов рецепторов, чем у любой дру-

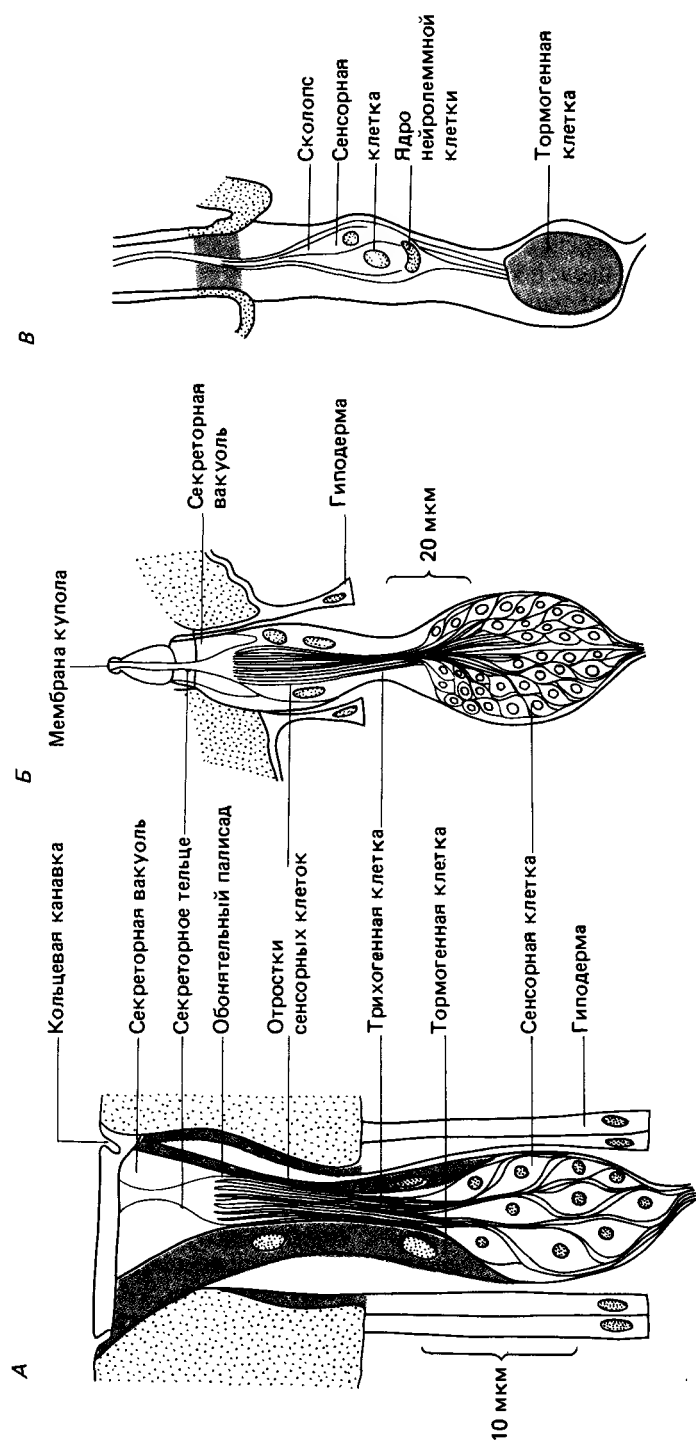


Рис. 11.15. Примеры органов чувств у членистоногих. А. Обонятельная пластинка шершня (плакоидная сенсилла); Б. Обонятельный конус шершня (целоконическая сенсилла); В. Волосок на антенне бабочки (трихоидная сенсилла). (По Bullock, 1977.)

гой группы, в том числе у позвоночных (Bullock, 1977). В табл. 11.1 приведены эти основные типы. Тела сенсорных нейронов в таких рецепторах лежат близ чувствительной поверхности и не сгруппированы в сенсорные ганглии. Как показано на рис. 11.15, у одних членистоногих сенсорных нейронов мало, у других – много.

Ракообразным свойственно много типов механорецепторов, в том числе статоцисты. Особыми внутренними механорецепторами являются *хордотональные* органы, которые обычно выполняют функции проприоцепторов, отвечающих на механическое смещение (рис. 11.16). Они могут также участвовать в определении направления ветра, скорости течения воды, скорости полета, направления силы тяжести и разных типов вибраций. Механорецепторы обнаружены также в связках и мышцах, откуда они посылают информацию о положении конечностей и движении.

Особый интерес представляют фоторецепторы членистоногих, один из которых показан на рис. 11.17. Вообще членистоногие отличаются сложностью нервной системы и многими направлениями ее эволюционного развития, в том числе по-

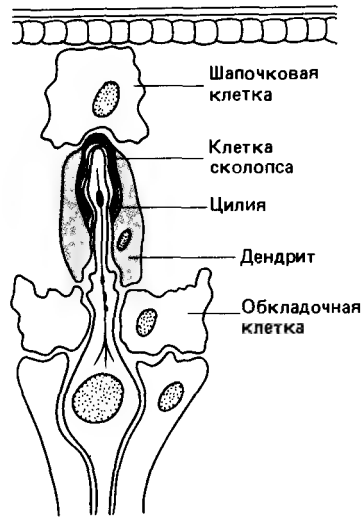


Рис. 11.16. Хордотональный механорецептор насекомого. (По Gray, 1950.)

степенным переходом от сегментарного строения, свойственного кольчатым червям, к крупному мозгу, образованному многими слившимися ганглиями. Они обладают удивительно богатым поведенческим репертуаром. Некоторые виды, например медоносная пчела (подробно описанная в гл. 23), по сложности поведения

Таблица 11.1. Некоторые типы кутикулярных рецепторов членистоногих

Структура	Морфологическое строение	Функция (известная или предполагаемая)
Трихoidная сенсилла	Сенсорные волоски и щетинки	Механорецепторы, проприоцепторы, звук, контактная хеморецепция, влажность, обонятельная в разных местах
Хетоидная сенсилла	Сенсорные шипики и щетинки	Механорецепторы, проприоцепторы
Лопастевидная сенсилла	Сенсорные чешуйки	Механорецепторы
Базиконическая сенсилла	Короткие толстые волоски; малое или большое число нейронов	Механорецепторы, контактные хеморецепторы
Целоконическая сенсилла	Погруженные кутикулярные конусы	Обонятельные рецепторы или рецепторы влажности
Ампуловидная сенсилла	Сенсорные трубочки	Обонятельные рецепторы
Колоколовидная сенсилла	Кутикулярные бугорки	Дирекциональные измерители натяжения
Плакоидная сенсилла	Кутикулярные и пористые пластинки	Неизвестна; во множестве на антеннах пчел

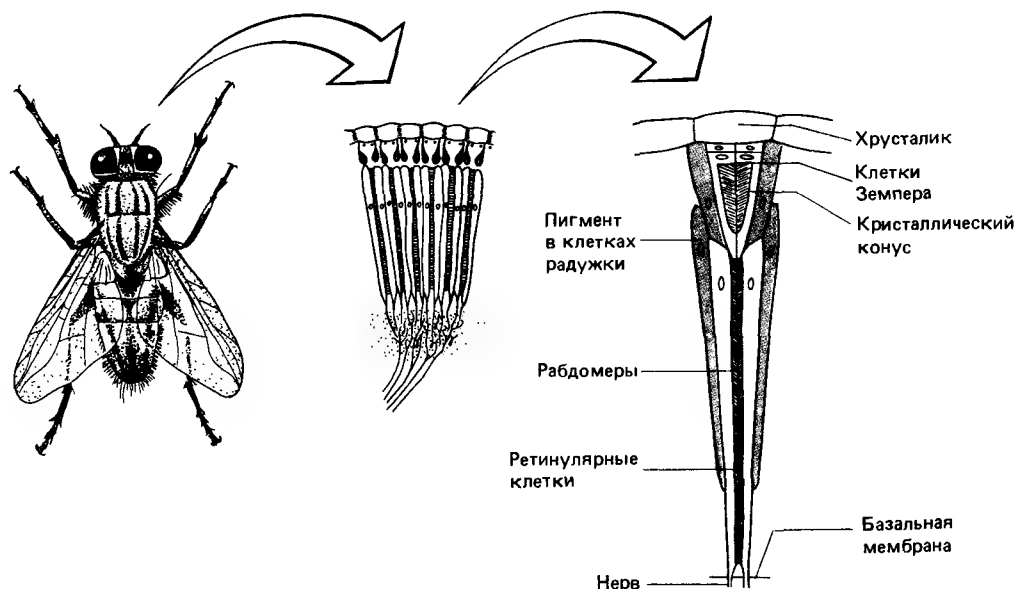


Рис. 11.17. Сложный глаз мухи. Каждый глаз состоит из множества омматидиев. Каждый омматидий связан с нервной клеткой, которая сигнализирует об интенсивности света в том направлении, куда обращен омматидий. Одиночный омматидий не создает образа, но, поскольку смежные омматидии обращены в слегка различных направлениях, ЦНС получает информацию о распределении интенсивности света во всем поле зрения.

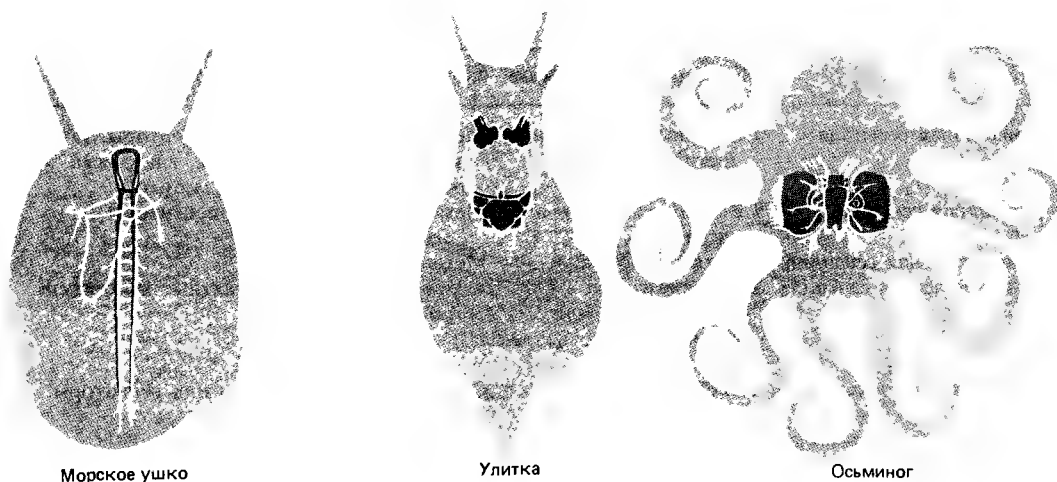


Рис. 11.18. Примеры нервной системы моллюсков. Морское ушко (*Helix*) обладает лестничной системой. У наземной улитки (*Helix*) произошла значительная цефализация, а осьминог обладает самым высокоразвитым головным мозгом среди всех исследованных беспозвоночных.

соперничают с позвоночными. Многие членистоногие способны к простому научению, хотя, по-видимому, оно связано с особыми ситуациями.

Эти эволюционные тенденции еще заметнее у моллюсков, которые достигли самого высокого уровня развития ЦНС среди всех беспозвоночных. Так, брюхоногие моллюски отличаются огромным диапазоном сложности в организации нервной системы. Например, у *Helix* (морского ушка) она сходна с системой кольчатых червей, а у сухопутной улитки произошло значительное слияние ганглиев (рис. 11.18). Наивысшего развития нервная система достигла у головоногих моллюсков. Они охотятся главным образом при помощи зрения и способны к сложному поведению, в том числе к опознанию сложных предметов и быстрому научению.

Среди головоногих, пожалуй, лучше всего изучен осьминог. Его головной мозг содержит около 170 миллионов нервных клеток (у крупных ракообразных их примерно 100 000) и состоит приблизительно из 30 разных долей, многие из которых обладают собственными функциями (рис. 11.18). Больше половины нервной ткани мозга составляют зрительные доли. Они соединены с парой крупных глаз, наиболее развитых среди беспозвоночных и соперничающих с глазами позвоночных (см. гл. 12).

По сложности поведения между моллюсками имеются большие различия, но наиболее продвинуты с этой точки зрения головоногие. Эта группа тщательно изучена исследователями поведения (например, Wells, 1966) в связи с поразительной способностью к научению.

11.6. Нервная система позвоночных

Организация нервной системы у позвоночных иная, чем у беспозвоночных, хотя и не всегда более сложная. В эмбриогенезе позвоночных ЦНС развивается из дорсальной нервной трубки, образуя головной мозг и одиночный спинной мозг в отличие от характерных для беспозвоночных двойных брюшных нервных стволов.

Эволюция головного мозга позвоночных нашла отражение в эмбриональном развитии ЦНС отдельной особи (рис. 11.19).

Ход эмбриогенеза головного мозга удивительно постоянен у всех позвоночных (Laming, 1981). Как показано на рис. 11.19, в процессе развития нервная трубка образует три различные части: 1) проэнцефалон (передний мозг), 2) мезэнцефалон (средний мозг) и 3) ромбэнцефалон (задний мозг). Эти три полых пузыря традиционно связывают соответственно с обонятельной, зрительной и слуховой чувствительностью. Каждый главный отдел образует по вторичному выросту – соответственно телэнцефалон (конечный мозг), зрительную покрывку и мозжечок (рис. 11.20). ЦНС состоит из головного и спинного мозга, прикрытых костями черепа и позвоночника. Периферическая нервная система делится в первую очередь на центростремительную (афферентные нервы) и центробежную (эфферентные нервы) относительно ЦНС. *Соматическая нервная система* передает сенсорную информацию ЦНС и приказы от ЦНС к скелетным мышцам, отвечающим за движения тела. *Автономная нервная система* образует два типа иннервации внутренних органов, оказывающие противоположные воздействия. Ее *симпатические пути* выполняют экстренные функции и активны при напряжении или эмоции. Они вызывают, в частности, ускорение сокращений сердца, расширение ведущих к легким воздухоносных путей, снижение перистальтики кишечника и увеличение кровоснабжения мозга и мышц. *Парасимпатические* пути выполняют восстановительную функцию, приводя кровоснабжение к норме и противодействуя результатам симпатической активности. Более подробно работа автономной нервной системы описана в гл. 28.

Следует сказать, что большая часть интересных эволюционных тенденций у позвоночных касается ЦНС. Изменения в периферической нервной системе больше отражают анатомию конкретного животного и его приспособления к особой среде обитания, чем какой-либо эволюционный «прогресс». Более экологический подход к органам чувств будет обсуждаться в гл.

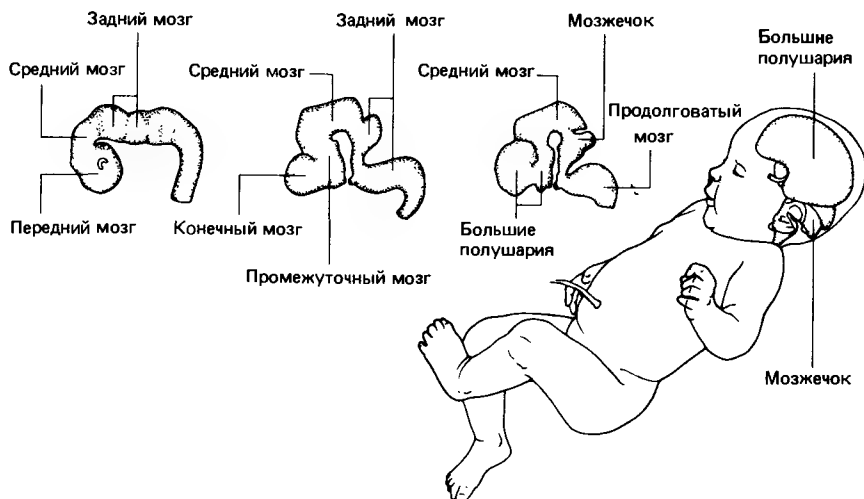


Рис. 11.19. Эмбриональное развитие (слева направо) головного мозга человека; показаны главные отделы мозга.

13. Две важные эволюционные тенденции, о которых имеет смысл сказать здесь, заключаются в увеличении размеров головного мозга и усилении контроля поведения высшими мозговыми центрами.

Величина головного мозга у разных позвоночных очень различна. Однако прямое сравнение его размеров не позволяет делать выводы об интеллекте или о роли ЦНС в управлении поведением. У более крупных животных головной мозг обычно крупнее, поскольку, чем крупнее тело, тем больше нервных волокон входит в мозг и

выходит из него для управления мышцами. Поэтому в качестве мерила надо пользоваться соотношением величины мозга и всего тела. Если мы примем во внимание разницу в общих размерах тела, то увидим, что размер головного мозга у рыб, амфибий и рептилий примерно одинаков.

Мозг птиц и млекопитающих обычно значительно крупнее. У грызунов и насекомых он сравнительно мал, у копытных и хищных гораздо больше. Самый крупный мозг у приматов и морских

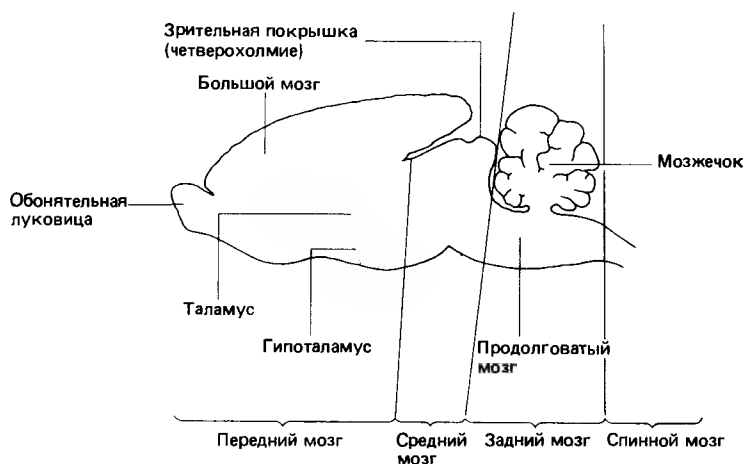


Рис. 11.20. Одно полушарие головного мозга крысы (вид с внутренней стороны после перерезки по медиальной плоскости); видны отделы переднего, среднего и заднего мозга.

млекопитающих. У низших приматов (полубезьян) мозг мало отличается от мозга других млекопитающих, но у обезьян он крупнее, чем у каких-либо других наземных представителей этого класса. Еще более крупным по отношению к телу мозгом обладают дельфины и киты. Но сделать какие-либо выводы, сравнивая животных, специализированных для жизни на суше и море, трудно. Человеческий мозг в три раза крупнее, чем можно было бы ожидать для другого примата таких же размеров. Однако и среди людей существует значительная изменчивость по этому признаку. Мозг нормального человека может иметь объем от 1000 до почти 2000 см³ (Coop, 1962). Норма для современного *Homo sapiens* составляет около 1450 см³. Интересно, что черепа древних людей (*Homo sapiens neanderthalensis*), живших около 45–75 тыс. лет тому назад, несколько более вместительны, чем у современного человека.

Величина головного мозга приблизительно указывает на число нервных клеток в нем. Более крупный мозг состоит из большего числа нервных клеток, которые, как правило, крупнее и расположены менее компактно, чем в меньшем по размеру мозге. В крупном мозге у каждого нейрона обычно более сложная система дендритов, и он может взаимодействовать с большим числом других нейронов. Возникает вопрос: можем ли мы, сравнивая мозг разных позвоночных с учетом величины их тела, говорить об определенной эволюционной тенденции, направленной на увеличение его размеров, что подразумевает более полный и более сложный контроль поведения?

Подобно другим системам органов, мозг развивался как приспособление к определенной экологической нише (Jerison, 1973). Животные со специализированными сенсорными системами и формами поведения должны иметь соответственно специализированные механизмы мозга. Вопреки распространенному мнению нет равномерного увеличения размеров мозга при переходе от рыб к пресмыкающимся и далее к птицам и млекопитающим (Jerison, 1973). У некоторых рыб мозг крупнее, чем у пресмыкающихся такой же массы, а

у ряда птиц больше, чем у некоторых млекопитающих.

Набрасывая схему эволюции головного мозга и интеллекта (см. гл. 27), мы не находим постепенного перехода от примитивных к высшим животным (Hodos, Campbell, 1969; Hodos, 1982). Джерисон (Jerison, 1973) вычислил коэффициент цефализации, относя размеры мозга каждого вида к размерам, предполагаемым для среднего млекопитающего с такой же массой тела (см. рис. 11.21). Эта мера выявляет ряд существенных различий между разными группами, но встречаются и аномалии. Так, некоторые мелкие обезьяны стоят по этому параметру гораздо выше других приматов. Если же размеры головного мозга относить не к размерам тела, а к размерам продолговатого мозга (более прямая количественная характеристика входов и выходов головного мозга), то мозг крупных человекообразных обезьян окажется больше (Passingham, 1975). Коэффициенты цефализации ископаемых гоминид показывают (рис. 11.21), что за последние 3 млн. лет головной мозг увеличился (Passingham, 1982).

11.7. Гормоны позвоночных животных

У позвоночных имеется параллельная система обратных связей и управления поведением – *эндокринная* (гормональная) *система*. Гормоны представляют собой химические вещества (обычно пептиды или стероиды), которые продуцируются эндокринными железами и выделяются в кровь. Каждый из них обладает своими особыми функциями и часто действует на специфические органы-мишени. Секретция гормонов эндокринными железами происходит только в определенные моменты; она управляется прямым нервным воздействием или другими гормонами. Обычно уровень гормона в крови регулируется по принципу отрицательной обратной связи. Гормоны вырабатываются в очень малых количествах, хотя продолжительность жизни большинства их молекул в крови составляет меньше часа. Для того чтобы их присутствие вызывало необходимый эффект, они должны выделяться непрерывно.

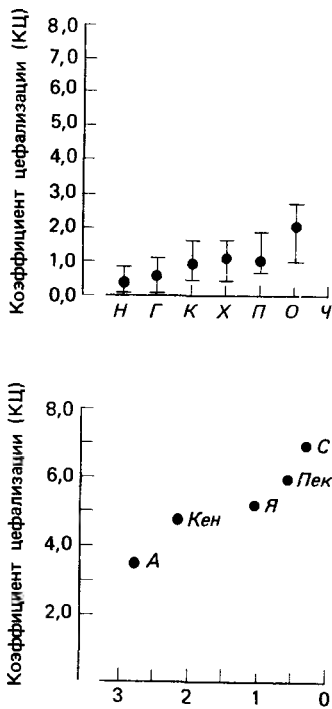


Рис. 11.21. Вверх. Коэффициент цефализации для разных млекопитающих: Н нассомоядные; Г грызуны; К копытные; Х хищники; П полуобезьяны; О обезьяны; Ч человек. Вниз. Коэффициент цефализации (КЦ) у гоминид, живших в разные эпохи: А *Australopithecus africanus*; Кен череп *Homo* из Кении; Я *Homo erectus* с Явы; Пек *Homo erectus* из Пекина; С современный человек. (По Passingham, 1982.)

Важнейшие гормоны, влияющие на поведение, перечислены в табл. 11.2. Некоторые из них, например фолликулостимулирующий (ФСГ) и лютеинизирующий (ЛГ) гормоны, действуют опосредованно, активируя другие эндокринные железы. Другие гормоны оказывают более прямое действие. Гормоны влияют на поведение тремя главными способами: 1) действуя на эффекторы, т.е. особые структуры, участвующие в поведении; 2) влияя на периферические рецепторы и видоизменяя таким образом поступление сигналов к головному мозгу; 3) действуя непосредственно на мозг.

Примером первого типа воздействия может служить брачное поведение афри-

канской шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*). Во время брачного сезона у самца на передних конечностях образуются особые подушечки. Они состоят из плотной массы сидящих в коже мелких шипиков, кото-

Таблица 11.2. Гормоны, играющие важную роль в поведении млекопитающих

Источник	Гормон	Главное действие
Почка	Ангиотензин	Стимулирует сужение сосудов и вызывает повышение кровяного давления. Стимулирует жажду
Семенники	Тестостерон	Стимулирует развитие и сохранение вторичных половых признаков и полового поведения самцов
Яичники	Эстроген	Стимулирует развитие и сохранение вторичных половых признаков и полового поведения самок
	Прогестерон	Стимулирует вторичные половые признаки и половое поведение самок и поддерживает беременность
Мозговое вещество надпочечников	Адреналин	Стимулирует реакции «борьбы» или «бегства»
Передняя доля гипофиза	Фолликулостимулирующий гормон	Стимулирует рост фолликулов в яичниках и семявыносящих канальцев в семенниках
	Лютеинизирующий гормон	Стимулирует секрецию полового гормона яичниками и семенниками
	Пролактин	Стимулирует секрецию молока молочными железами
Задняя доля гипофиза	Окситоцин	Стимулирует выделение молока молочными железами и сокращение мышц матки

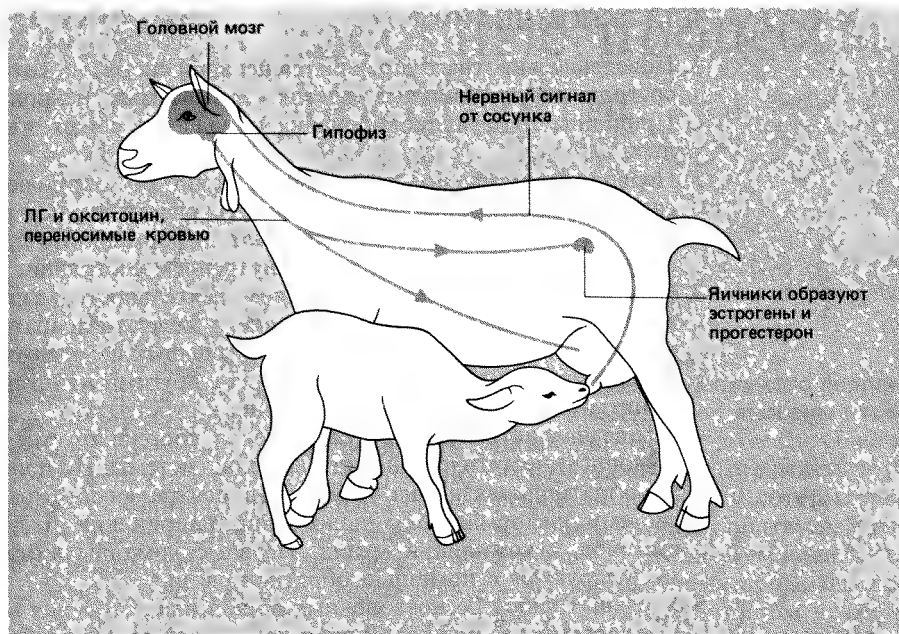


Рис. 11.22. Гормоны, регулирующие вскармливание молоком.

рые позволяют самцу при спаривании удерживать гладкую и скользкую кожу тазовой области самки. Подушечки появляются благодаря гормону тестостерону, который в нужное время выделяется из семенников. В конце брачного сезона образование тестостерона прекращается и подушечки исчезают.

Примером влияния гормонов на периферические рецепторы служит родительское поведение голубей. Голуби и голубки кормят своих птенцов «голубиным молоком», образующимся в выстилке зоба. Это вещество отрыгивается в ответ на выпрашивание пищи птенцами. Его образование управляется гормоном пролактином. Лермен (Lehrman, 1955) показал, что для индуцирования кормления необходима сенсорная стимуляция увеличившегося зоба. При ослаблении чувствительности зоба местной анестезией такое родительское поведение ослабевает. Таким образом, пролактин вызывает у родителей реакцию кормления, действуя на зоб.

Прямое действие гормонов на головной мозг — важнейший способ их влияния на поведение. Впервые оно было продемонстрировано (Harris et al., 1958) путем вве-

дения мельчайших количеств синтетического эстрогена в определенные участки головного мозга кошек-самок. Это стимулировало половое поведение, даже если уровень эстрогенов в крови был гораздо ниже того, какой требуется для такого поведения в норме.

Гормональное влияние на поведение бывает двух типов: медленное и длительное или быстроедействующее и кратковременное. В качестве примера рассмотрим кормление молоком у коз (рис. 11.22). Лютеинизирующий гормон (ЛГ) стимулирует выработку яичниками эстрогенов и прогестерона, которые отвечают за развитие молочных желез при половом созревании и поддерживают их в состоянии готовности к секреции молока. Эту секрецию стимулирует во время беременности повышение уровня пролактина. Когда детеныш сосет, механическая стимуляция побуждает гипоталамус в головном мозгу запускать выделение окситоцина из задней доли гипофиза. Повышение уровня окситоцина в крови запускает выделение молока. Такой ответ происходит очень быстро, и детеныш обычно получает молоко в первые 40 секунд сосания.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Поведение животных управляется нервной системой, которая состоит из специальных клеток, называемых нейронами. Принципы их функционирования одинаковы у всех животных.
2. Нервная система получает информацию об окружающей среде через сенсорные рецепторы. Эти клетки играют роль преобразователей энергии. Они дают информацию о среде, окружающей животное, и о его внутреннем состоянии.
3. Поведение реализуется посредством деятельности мышц и желез. Мышцы производят движение, а железы вырабатывают вещества, которые участвуют в различных поведенческих реакциях, таких, как средства общения с другими животными, защиты от хищников и прикрепления к субстрату.
4. Мышечная активность регулируется и координируется при помощи кинестетической части нервной системы. По принципу обратной связи она передает в центральную нервную систему информацию о положении, напряжении и длине суставов, сухожилий и мышц. Нервные команды мышцам модулируются с помощью обратной связи.
5. У разных типов беспозвоночных общий план строения нервной системы неодинаков. В пределах одного типа она обычно развивается от простых примитивных форм к более сложным и продвинутым, что выражается в возрастающей цефализации и концентрации нейронов и рецепторов в передней части тела. У некоторых беспозвоночных это привело к образованию сложного мозга, соперничающего по своей организации с головным мозгом некоторых позвоночных.
6. У всех позвоночных нервная система построена по одному общему плану. Она развивалась главным образом путем добавления новых механизмов, а не изменения старых. Это позволяет проследить эволюцию нервной системы позвоночных на развивающемся зародыше. Самой характерной чертой для нее является сильное развитие головного мозга и связанных с ним органов чувств.
7. Эндокринная система позвоночных вырабатывает гормоны; некоторые из них играют важную роль в поведении. Они могут влиять на него, действуя непосредственно на головной мозг, периферические органы или выработку других гормонов.

Рекомендуемая литература

Bullock T.N. (1977) Introduction to Nervous Systems, Freeman, New York.

Способность животных реагировать на изменения среды зависит от сенсорных процессов, предназначенных для обнаружения этих изменений, начиная от простого обнаружения разницы температуры или силы света и кончая распознаванием сложных паттернов. В настоящей главе мы рассматриваем основные сенсорные модальности у животных и исследуем природу восприятия.

12.1. Хеморецепция и терморецепция

Хеморецепцией называется способность распознавать химические вещества и определять их концентрацию. Ею обладают даже очень примитивные формы живого. Собственно говоря, любую нервную клетку можно считать хеморецептором, так как она специфически реагирует на вещества, выделяемые другими нервными клетками. Механизмы хеморецепции включают распознавание специфических молекул рецепторными участками на клеточных мембранах. Не совсем ясно, основано ли это на химическом действии, на форме молекулы или на том и другом одновременно. Например, мы не знаем, какая общая черта сахара и сахараина делает оба этих вещества сладкими для падальных мух, крыс, обезьян и человека.

Хеморецепторы делятся на *экстероцепторы* и *интероцепторы*. Первые реагируют на присутствие химических веществ во внешней среде, а вторые — на соединения, циркулирующие в жидкостях тела, в частности на окись углерода, питательные вещества и гормоны. И вкус, и обоняние зависят от хеморецепторов. В традиционном понимании обоняние различает низкие концентрации веществ, содержащихся в воздухе, а

вкус возникает от прямого соприкосновения с относительно высокими концентрациями химических веществ. Однако в обоих случаях на рецептор действуют растворенные вещества; у некоторых животных, например у водных обитателей, разделить эти чувства трудно. Тем не менее у многих животных имеется неврологическое различие, которое состоит в том, что одни нервы связаны с обонянием, т. е. обнаружением низких концентраций, а другие проводят *вкусовые* сигналы от разных рецепторов, специфически реагирующих на относительно концентрированные химические вещества. Так, у падальной мухи хеморецепторы антенн распознают малые количества веществ в воздухе, а хеморецепторы на лапках способны обнаруживать соль, сахар и чистую воду. У позвоночных вкусовые сигналы передаются по лицевому (VII) и языкоглоточному (IX) черепномозговым нервам, а обонятельные — по обонятельному нерву (I).

Одна из наиболее исследованных обонятельных систем у беспозвоночных связана с восприятием феромона ухаживания у тутового шелкопряда (*Bombyx mori*). *Феромон* — это соединение или смесь соединений, выделяемая организмом в окружающую среду и вызывающая специфическую поведенческую или физиологическую реакцию у воспринимающего организма того же вида. Таким образом, феромоны — это химические посредники, участвующие, вероятно, в самой примитивной форме общения животных. Первым химически идентифицированным половым феромоном был феромон тутового шелкопряда; это вещество (многоатомный спирт) получило название «бомбикол». Его секретирует

абдоминальная железа самок, которые таким способом могут привлекать самцов на расстоянии нескольких километров. Химическое строение бомбиколы известно, он был синтезирован, испытывался на самцах этого вида или применялся для стимуляции изолированных антенн, к рецепторам которых были подведены электроды (Schneider, 1969; Payne, 1974). Полную физиологическую реакцию вызывает только бомбикол, а более слабый ответ возникает и на некоторые очень близкие к нему вещества. Это говорит о большой специфичности. Еще примечательнее то, что полную реакцию может вызвать всего одна молекула бомбиколы (Kaissling, Priesner, 1970). Поведенческий ответ самца шелкопряда состоит в том, что он летит против ветра, ориентируясь по молекулам бомбиколы и, найдя самку, спаривается с ней. Такой тип ориентации на химический стимул очень распространен у насекомых.

Насекомые обладают разными типами обонятельных сенсилл (рис. 12.1). На их поверхности обычно находятся многочисленные мелкие поры, которые заканчиваются трубочками, наполненными жидкостью. Дендриты рецепторных клеток заходят в сенсиллы, а их аксоны идут прямо в мозг. Взвешенные в воздухе молекулы феромона попадают в поры сенсиллы и через них проникают в заполненную жидкостью внутреннюю часть, где приходят в соприкосновение с рецепторной мембраной.

У позвоночных обонятельные рецепторы представляют собой сенсорные нейроны первого порядка, дендриты которых в виде ресничек погружены в слизистый слой (рис. 12.2). Аксоны этих нейронов идут к обонятельной луковице, где образуют синапсы с нейронами второго порядка, аксоны которых образуют обонятельный тракт, входящий в передний мозг. Вкусовые рецепторы состоят из чувствительных клеток, которые обычно расположены группами, называемыми сосочками. Чувствительные клетки плотно прилегают к сенсорным нервным волокнам, которые остаются неизменными, тогда как вкусовые клетки каждые несколько дней замещаются новыми.

У млекопитающих четыре основных вкусовых ощущения - кислого, горького,

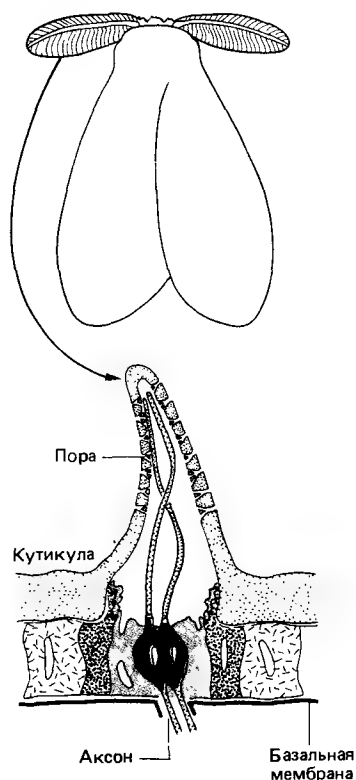


Рис. 12.1. Схематическое изображение обонятельной сенсиллы бабочки.

соленого и сладкого. У людей к каждому из них чувствительны разные части языка. Кислое воспринимается боковыми сторонами ближе к корню, горькое - самой задней областью, соленое - боковыми сторонами ближе к переднему краю, а сладкое - кончиком языка (рис. 12.3). Вкусовые качества пищи зависят одновременно от ее вкуса и запаха. Это легко показать, попросив испытуемого определить с закрытыми глазами разницу между мелкими кусочками яблока и лука, положенными ему на язык. Большинство людей легко их различают, если имеют возможность дышать через нос, но не способны сделать это с зажатым носом.

Сделано много попыток выделить основные запахи по примеру четырех основных вкусовых ощущений. Наиболее распространенная классификация, приводимая в табл. 12.1, принадлежит Дж. Эймуру (J. Amoore, 1963). Еще будучи студентом

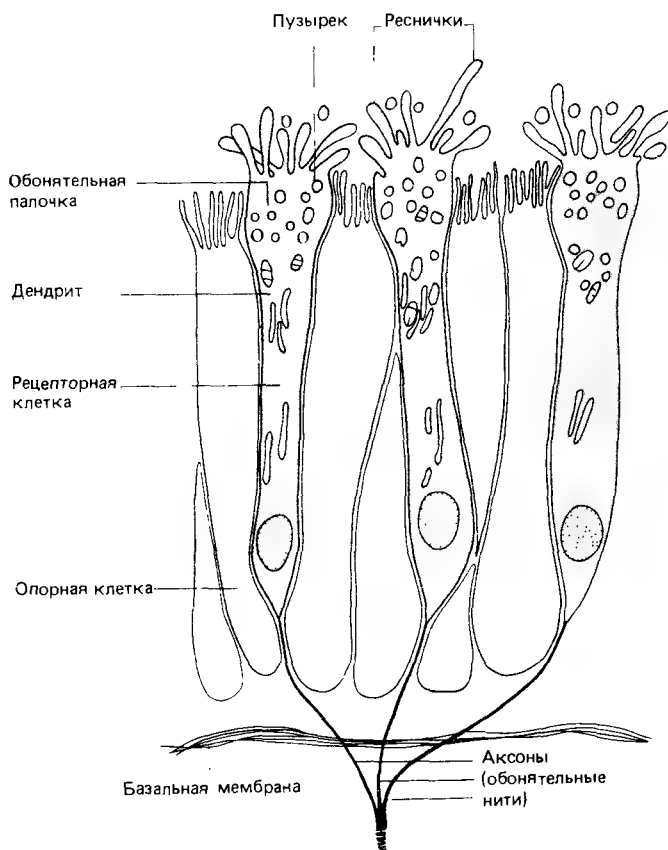


Рис. 12.2. Схематическое изображение обонятельной системы. Три рецепторные клетки окружены опорными клетками

Оксфордского университета. Эймур заметил большие различия в химическом строении одинаково пахнущих веществ. Он исследовал более 600 органических соединений с детально описанными запахами и в 1952 г. опубликовал свою стереохимическую теорию обоняния, в которой все они охарактеризованы на основе семи первичных запахов, перечисленных в табл. 12.1. Теория Эймура классифицирует химические вещества по форме и величине их молекул. Он постулирует существование семи основных типов рецепторов, характеризующихся особыми рецепторными участками, в которые могут входить молекулы определенной формы. Так, молекулы веществ с камфарным запахом приблизительно сферические, а у веществ с мускусным запахом они имеют форму дисков. Теория Эймура

получила некоторое подтверждение в дальнейших исследованиях (Атооге, 1964), но все же остается противоречивой.

К хеморецепции несколько близка *терморепцепция*, которая, вероятно, имеется у большинства животных, но изучена у относительно немногих. Чувствительные к температуре нервные окончания обнаружены у разных насекомых. Например, у таракана *Periplaneta* терморепцепторы на лапках воспринимают температуру почвы, а на антеннах температуру воздуха. У рыб терморепцепторы находятся в коже, боковой линии и головном мозгу, что делает их очень чувствительными к изменениям температуры. Показано, что сомы реагируют на перепады температуры менее 0,1 °C. Многие пресмыкающиеся обладают хорошо развитой температурной чувстви-

тельностью и терморепторами в головном мозгу и коже. У ямкоголовых змей на голове имеются так называемые лицевые ямки, чувствительные к инфракрасному излучению и устроенные так, что животное способно к дирекциональной температурной чувствительности тела.

Покровы птиц, как полагают, бедны терморепторами, за исключением языка и клюва некоторых видов. У голубей (*Columbidae*) терморепторы головного мозга влияют на поведение и расположение оперения, а другие – в спинном мозгу управляют дрожью и одышкой. У млекопитающих специальные тепловые и холодовые рецепторы распределены по коже, причем тепловые обычно залегают глубже холодowych. Имеются также рецепторы в глубине тела (например, в венах), которые могут вызывать дрожь, даже если температура кожных и мозговых рецепторов не изменяется. Терморепторы спинного мозга влияют на дрожь, одышку и кровоток, причем эти же функции дублируются терморепторами гипоталамуса. У млекопитающих в целом наблюдаются самые развитые формы терморегуляции. Их головной мозг получает сигналы от многих частей тела: их интеграция ведет к соответствующему включению различных согревающих и охлаждающих механизмов.

Табл. 12.1. Первичные запахи с химическими и бытовыми примерами (по Amoore, 1963)

Первичный запах	Химический пример	Бытовой пример
Камфорный	Камфора	Репеллент против моли
Мускусный	Пентадеканолактон	Масло из дудникова корня
Цветочный	Фенилэтилметилтилкарбинол	Розы
Мятный	Ментон	Мятные леденцы
Эфирный	Этилендихлорид	Пятновыводитель
Едкий	Муравьиная кислота	Уксус
Гнилостный	Бутилмеркаптан	Тухлое яйцо

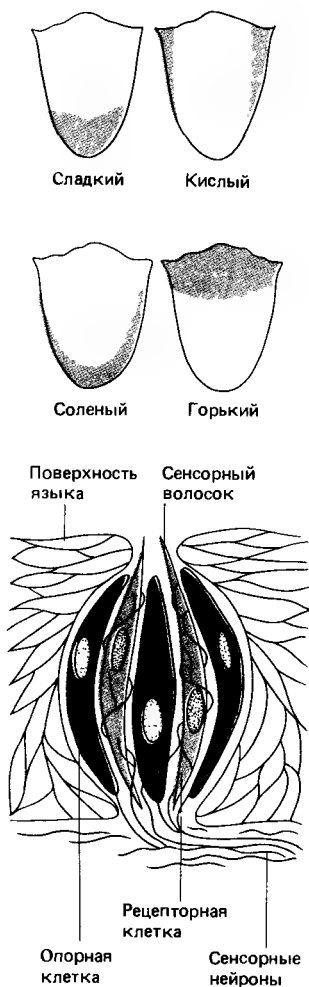


Рис. 12.3. Распределение и строение вкусовых почек человека.

12.2. Механорецепторы и слух

Звук возникает вследствие ничтожных изменений давления, вызываемых источником колебаний в воздухе или в воде. Звуковые рецепторы в принципе представляют собой механорецепторы с быстрым восстановлением чувствительности, что делает их восприимчивыми к колебаниям.

У множества членистоногих описаны чувствительные к вибрации волоски и рецепторы в суставах конечностей. У падальных мух в некоторых суставах антенн рецепторы, называемые джонстоновыми органами, могут реагировать на колебания частотой до 500 Гц. У комаров орган

такого же типа сигнализирует о направлении звука. Гладыш *Notonecta* локализует добычу по волнам, распространяющимся на поверхности воды. Рецепторы, расположенные на его лапках, максимально чувствительны к колебаниям частотой 100–150 Гц. Пауки отличают живую добычу от мертвой по вибрации паутины. Некоторые позвоночные обладают механорецепторами, способными воспринимать колебания субстрата. Такие рецепторы найдены в коже змей и в суставах ног у кошек и уток (Prosser, 1973).

Слуховые системы животных, несмотря на разнообразие, имеют некоторые общие черты. Так, например, их периферическая часть преобразует звуковое давление в колебательное движение. Рецепторы превращают это движение в нервные импульсы, которые декодируются ЦНС. Один из самых простых типов периферических устройств известен у бабочек совок. У них имеются два «уха» (тимпальных органа), каждое из которых состоит просто из тимпанальной мембраны по бокам груди и двух рецепторных клеток, погруженных в полосу соединительной ткани (рис. 12.4). Это поразительно простое «ухо» позволяет бабочкам слышать ультразвуковые сигналы охотящихся летучих мышей. В серии изысканных опытов Редер (Roeder, 1963, 1970) показал, как это происходит.

Один рецептор, называемый клеткой A_1 , чувствителен к слабым звукам и реагирует на сигналы летучих мышей на расстоянии около 30 м, т.е. слишком далеким для того, чтобы мышь обнаружила бабочку. Частота импульсов, идущих от клетки A_1 , пропорциональна силе звука, и поэтому бабочка может определить, приближается ли летучая мышь. Сравнивая время прихода и интенсивность стимула в обоих органах слуха, бабочка узнает о направлении полета мыши. Разница возникает потому, что тело бабочки заслоняет звук от одного «уха» больше, чем от другого. Может быть также определена относительная высота полета летучей мыши: когда она выше насекомого, звук, приходящий к тимпанальным органам, ритмически прерывается взмахами крыльев бабочки; когда мышь находится ниже бабочки, этого не происходит.



Рис. 12.4. Тимпанальный орган совки. Колебания тимпанальной мембраны воспринимаются сенсорными нейронами A_1 и A_2 .

Клетки A_1 заранее предупреждают бабочку о приближении летучей мыши и могут позволить ей улететь до того, как мышь ее обнаружит. Удаляясь по прямой, бабочка становится наименьшей мишенью, потому что ее крылья обращены к мыши краями, а не плоскостью; она добивается этого, просто разворачиваясь так, чтобы уравнивать звук, достигающий обоих «ушей». Но если летучая мышь обнаруживает бабочку, та не может спастись от нее, просто улетев, так как летучая мышь движется гораздо быстрее. Поэтому бабочка уклоняется от хищника, когда он приблизится к ней на 2–3 м (рис. 12.5).

Клетка A_2 генерирует нервные импульсы только в ответ на громкие звуки. Она начинает реагировать, когда летучая мышь близко, и, вероятно, ее импульсы прерывают действие механизмов ЦНС, управляющих полетом. В результате он становится беспорядочным, и бабочка устремляется к земле. Наблюдения показывают, что с помощью такого уклоняющегося движения бабочки спасаются от летучих мышей как раз в тот момент, когда они приближаются на расстояние непосредственного нападения. Таким образом, ис-

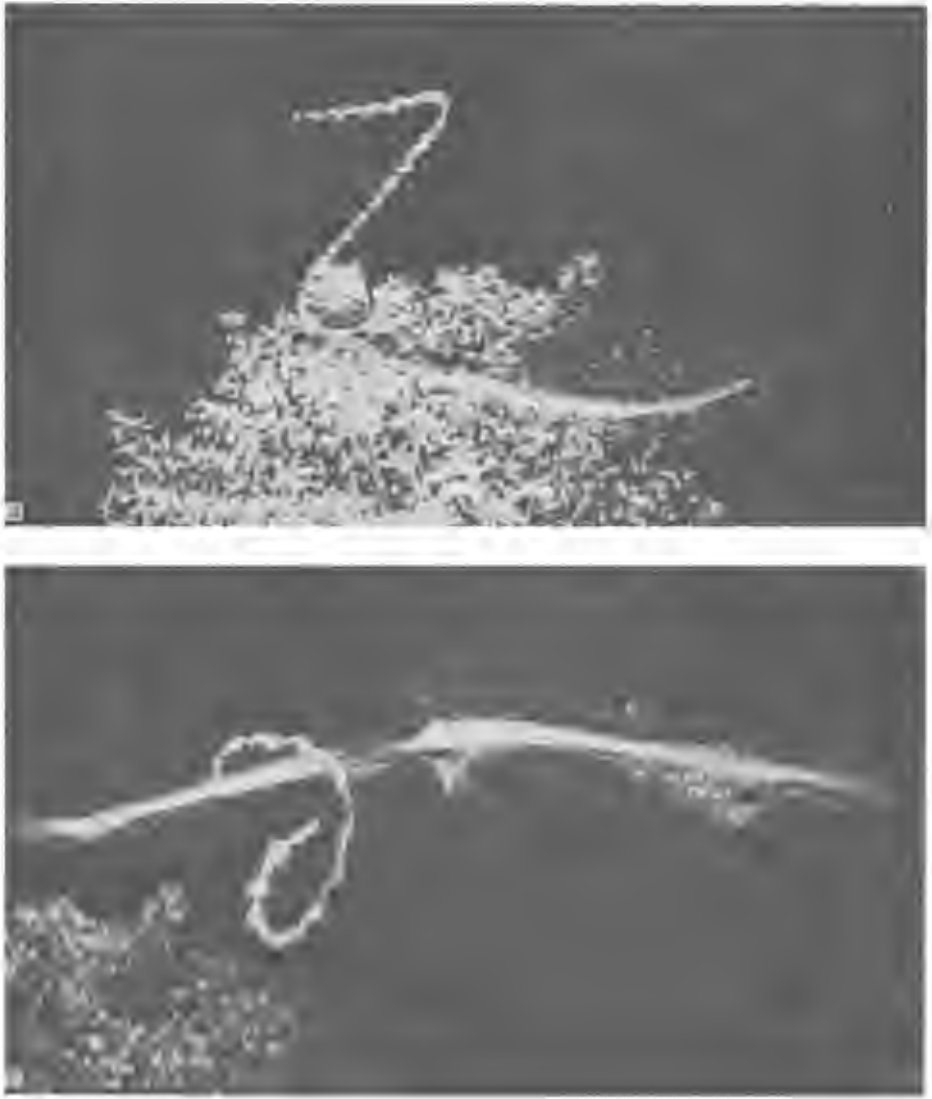


Рис. 12.5. А. Фотография, показывающая траекторию полета бабочки, спасающейся от летучей мыши (красного кожана). Б. Фотография, показывающая траекторию полета красного кожана, ловящего бабочку. (Фотография F. Webster.)

следования Редером (Roeder, 1963, 1970) слуха у бабочек служат прекрасной иллюстрацией не только механизмов работы простого уха, но и того, что сенсорный аппарат животного тонко адаптирован к его экологии.

Звук обладает многими свойствами, на которые животное может реагировать. Когда он проходит через среду, ее частицы движутся взад и вперед, создавая осцилли-

рующие волны давления. Величина (амплитуда) этих волн определяет интенсивность (громкость) воспринимаемого звука. Скорость его зависит от плотности среды распространения и не зависит от интенсивности. В воздухе звук распространяется со скоростью около 340 м в секунду, причем в горячем воздухе быстрее, чем в холодном. В воде его скорость приблизительно в четыре раза выше, чем в воздухе.

Если мы изобразим звук в форме волн, как на рис. 12.6, то расстояние между последовательными пиками, называемое *периодом*, обратно пропорционально частоте, т. е. числу пиков в единицу времени. Частота звука измеряется в герцах, или в циклах, в секунду. Простейший звук чистый тон, единственная частота которого субъективно воспринимается как высота. Естественные звуки редко бывают чистыми тонами и состоят главным образом из ряда смешанных частот. Когда сложный звук разлагают на составляющие частоты, получают так называемый звуковой спектр. Орган слуха может быть чувствителен к широкому диапазону частот; например, тимпальный орган саранчи реагирует на частоты от 1000 до 100 000 Гц. Когда слуховой рецептор воспринимает узкий частотный диапазон, говорят, что он «остро настроен».

Антеннальный рецептор (джонстонов орган) самца комара *Aedes aegypti* реагирует на колебания частотой от 150 до 550 Гц, что соответствует звуку, создаваемому крылом самки. Высокочастотный тон от крыла самца не воспринимается джонстоновым органом (Haskell, 1961).

В целом органы слуха позвоночных чувствительны к более широкой области звукового спектра, чем у беспозвоночных. Так, лишь очень немногие беспозвоночные (причем их существование еще строго не доказано) могут различать две частоты, если только не обладают двумя по-разному настроенными типами рецепторов (Haskell, 1961). Для позвоночных такое различение не составляет проблемы благодаря отчасти строению их уха, а отчасти анализирующей роли ЦНС.

У человека (рис. 12.7), подобно большинству млекопитающих, ухо разделено на три отдела: наружное, среднее и внутреннее ухо. Наружное ухо состоит из ушной раковины и слухового прохода, который отделяется от среднего уха барабанной перепонкой. Среднее ухо образовано полостью, лежащей за барабанной перепонкой и соединенной с глоткой через евстахиеву трубу — проход, который делает возможным выравнивание воздушного давления в наружном и среднем ухе. Пассажиры самолета иногда испытывают боль в

ушах при резком изменении высоты во время подъема или приземления из-за разницы давления по обе стороны барабанной перепонки. Прохождение воздуха через евстахиеву трубу устраняет эту разницу, чему способствуют жевание, глотание или зевота. В среднем ухе находятся три маленькие косточки: молоточек, наковальня и стремечко, которые соединяют барабанную перепонку с другой перепонкой — овальным окном в стенке камеры среднего уха.

Внутреннее ухо представляет собой лабиринт взаимосвязанных наполненных жидкостью камер и каналов. Оно состоит из двух различных частей: вестибулярного аппарата, который ведет чувством равновесия, и улитки — спирально свернутой трубки, которая служит органом слуха. Внутри улитки проходят три канала: вестибулярная лестница, берущая начало у овального окна; барабанная лестница, которая начинается у круглого окна и другим своим концом соединяется с вестибулярной, и средняя лестница, расположенная между первыми двумя. Среднюю и барабанную лестницы разделяет основная (базиллярная) мембрана, на которой находится кортиев орган. Этот орган образован рядами рецепторных клеток с сенсорными волосками на апикальных концах. Волоски упираются в студенистую покрывную (текториальную) мембрану. Дендриты сенсорных нейронов заканчиваются на поверхности волосковых клеток, и когда колебания основной мембраны заставляют эти клетки колебаться, деформация волосков вызывает генераторные потенциалы, которые возбуждают сенсорные нервы.

Колебания воздуха улавливаются ушной раковиной и проходят по наружному слуховому проходу, заставляя барабанную перепонку колебаться с той же частотой. Эти колебания передаются через полость среднего уха по трем слуховым косточкам, образующим систему рычагов, которая уменьшает амплитуду колебаний, но увеличивает их силу. Кроме того, колебания крупной барабанной перепонки передаются на овальное окно гораздо меньших размеров; в результате звуковое давление на барабанную перепонку

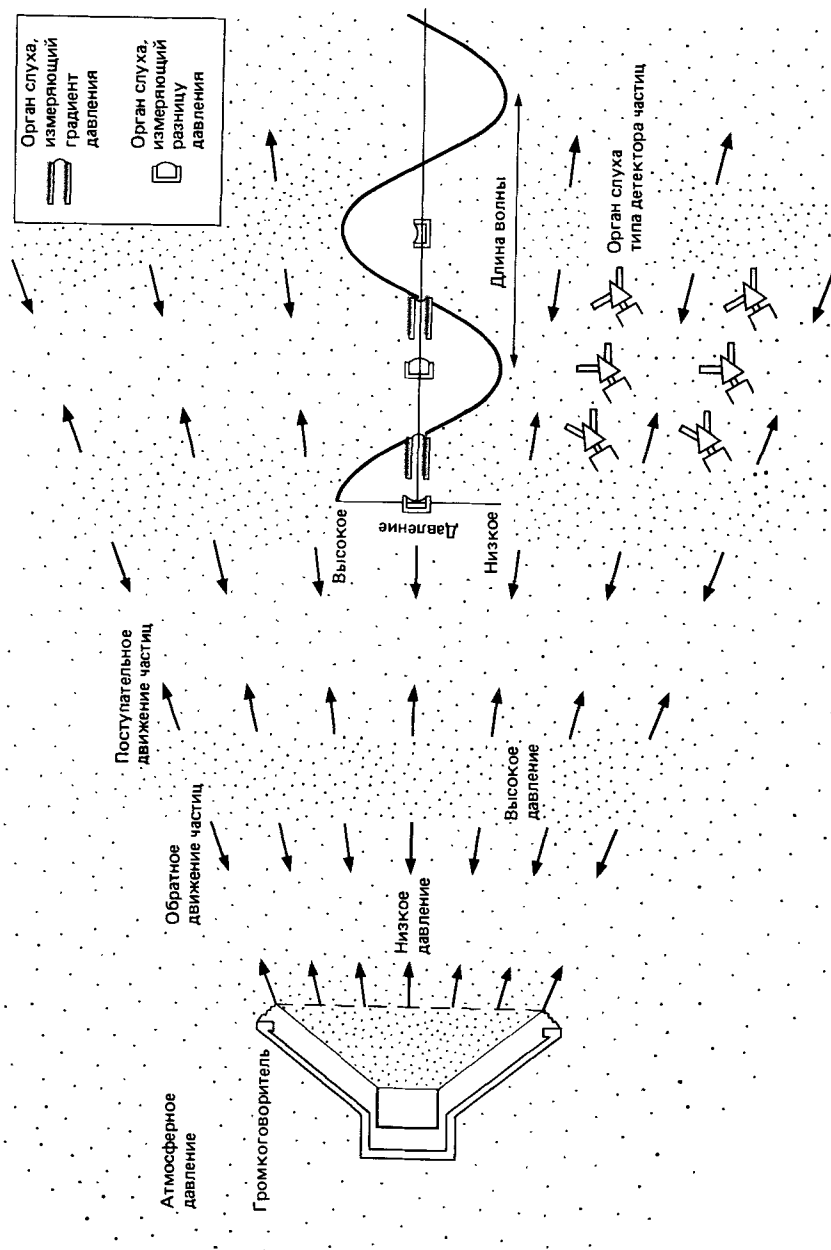


Рис. 12.6. Органы слуха разных типов отвечают на разные свойства звука. Органы, являющиеся детекторами частиц, обнаруженные у илел, комаров и некоторых рыб, стимулируются молекулами воздуха, движущимися от области с высоким к области с низким давлением. Органы, реагирующие на разницу в давлении, свойственные млекопитающим, некоторым птицам, рыбам и насекомым, обладают замкнутой камерой с «эталонным» давлением и перепонкой, которая деформируется при изменении давления в окружающей среде. Органы, реагирующие на градиент давления, имеющиеся у рептилий, амфибий, некоторых птиц, рыб и насекомых, измеряют разницу в давлении между двумя концами трубки посредством находящейся в трубке мембраны. Они максимально реактивны, когда ориентированы вдоль оси распространения звука. (По Gould, 1982.)

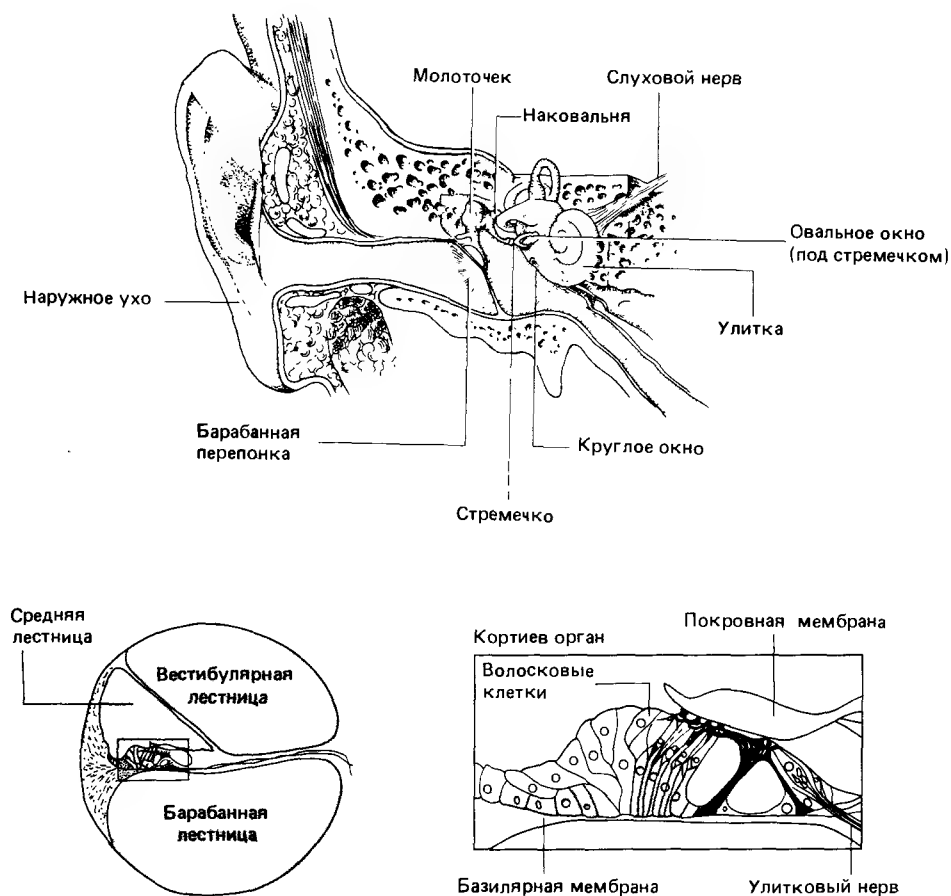


Рис. 12.7. Схематические изображения уха человека: *вверху* — общий вид; *внизу слева* — поперечный разрез улитки; *внизу справа* — детали кортиева органа.

пункту усиливается на овальном окне приблизительно в 22 раза, что улучшает обнаружение слабых звуков.

Движение мембраны овального окна вызывает соответствующее движение жидкости в улитке. При прогибании мембраны внутрь улитки жидкость проталкивается из вестибулярной лестницы в барабанную, отчего мембрана круглого окна выгибается наружу, и давление в улитке снижается. За полный цикл жидкость движется сначала в одну, а затем в другую сторону. Эти движения в улитке происходят с частотой колебаний наружного воздуха. Они вызывают бегущую волну в основной мембране, и, отклоняясь вверх и вниз, она деформирует волосковые клетки, упирающиеся в покрывную мембрану.

Эта деформация возбуждает сенсорные нейроны.

Точка максимальной амплитуды колебаний мембраны в улитке меняется с частотой звукового стимула. Еще в 1867 г. Гельмгольц, исходя из анатомических соображений, правильно постулировал, что высокочастотные волны фокусируются вблизи основания улитки, а низкочастотные оказывают максимальное действие у ее вершины. Современными представлениями о работе улитки мы обязаны инженеру связи Бекешу (Békésy, 1952, 1960), получившему за свои исследования Нобелевскую премию. Он наблюдал за процессами внутри улитки, удалив из нее жидкость и заменив ее суспензией угля и распыленного алюминия. По отражению

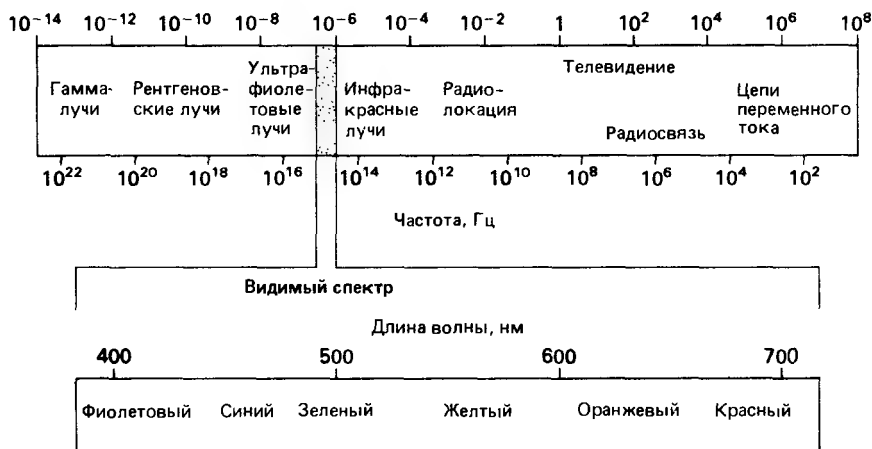


Рис. 12.8. Длина волн электромагнитного спектра в метрах (вверху); видимая часть спектра в увеличенном масштабе (внизу).

вспышек яркого света от этой суспензии он смог наблюдать прохождение волны в основной мембране. Как показали его наблюдения, эта мембрана натянута сильнее у основания, что благоприятствует высокочастотным колебаниям, и слабее у вершины, что благоприятствует низким частотам. Таким образом, определенные частоты колеблют различные участки основной мембраны и каждый участок стимулирует особые рецепторы кортиева органа.

Синапсы нервных волокон, идущих от этих рецепторов, находятся в *спиральном ганглии*, а аксоны нейронов этого ядра образуют VIII черепномозговой нерв. Каждый из них сигнализирует об определенной частоте звука улитковому ядру головного мозга.

Не у всех позвоночных строение уха одинаково. Так, например, у рыб и китообразных (дельфинов и китов) нет наружного уха, а рыбы лишены также барабанной перепонки и среднего уха со слуховыми косточками. Поскольку ткани рыб имеют приблизительно ту же плотность, что и вода, колебания, приходящие к их голове, могут передаваться прямо к внутреннему уху. Впрочем, некоторые рыбы обладают другим механизмом, функционально аналогичным среднему уху: это наполненный газом плавательный пузырь, у которого может быть костная связь с внутренним ухом, значительно

улучшающая слуховую способность. У амфибий и рептилий самой наружной частью уха является барабанная перепонка, но у птиц уже имеется внешний канал (слуховой проход), ведущий к ней от поверхности тела. У птиц от внутренней поверхности барабанной перепонки идет костный стержень (*columella*), соединяющийся со стремечком. У амфибий и рептилий эти косточки составляют часть челюсти, хотя у некоторых видов они играют определенную слуховую роль.

Органы боковой линии у рыб и водных амфибий чувствительны к колебаниям, включая низкочастотные звуки; они состоят из видоизмененных волосковых сенсилл, которые реагируют на ток воды в канале боковой линии или на поверхности тела.

12.3. Зрение

Зрение основано на обнаружении электромагнитного излучения. Электромагнитный спектр имеет широкий диапазон, и видимая часть составляет лишь очень малую долю (рис. 12.8).

Энергия электромагнитного излучения обратно пропорциональна длине волны. Длинные волны несут слишком мало энергии, чтобы активировать фотохимические реакции, лежащие в основе фоторецепции. Энергия коротких волн так велика, что они повреждают живую ткань.

Большая часть коротковолнового излучения солнца поглощается озоновым слоем атмосферы: если бы этого не было, жизнь на Земле вряд ли могла возникнуть. Все фотобиологические реакции ограничены узким участком спектра между двумя этими областями.

Фоторецепторные клетки содержат пигмент, который под действием света обесцвечивается. При этом изменяется форма молекул пигмента, причем в отличие от выпетания, с каким мы встречаемся в повседневной жизни, такой процесс обратим. Он ведет к еще не совсем понятным электрическим изменениям в рецепторной мембране (Prosser, 1973).

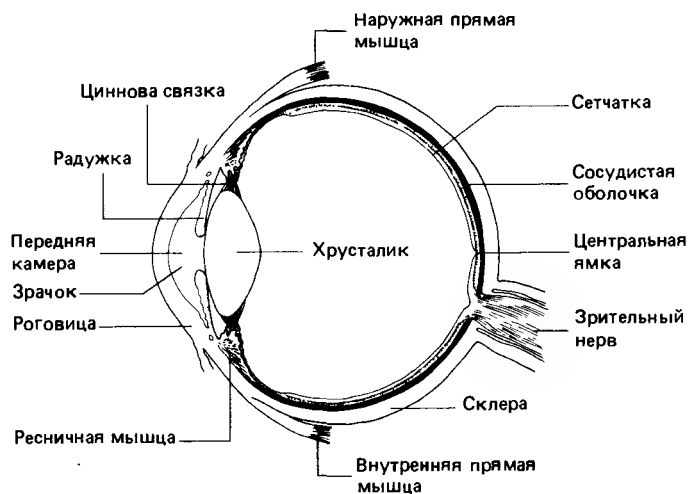
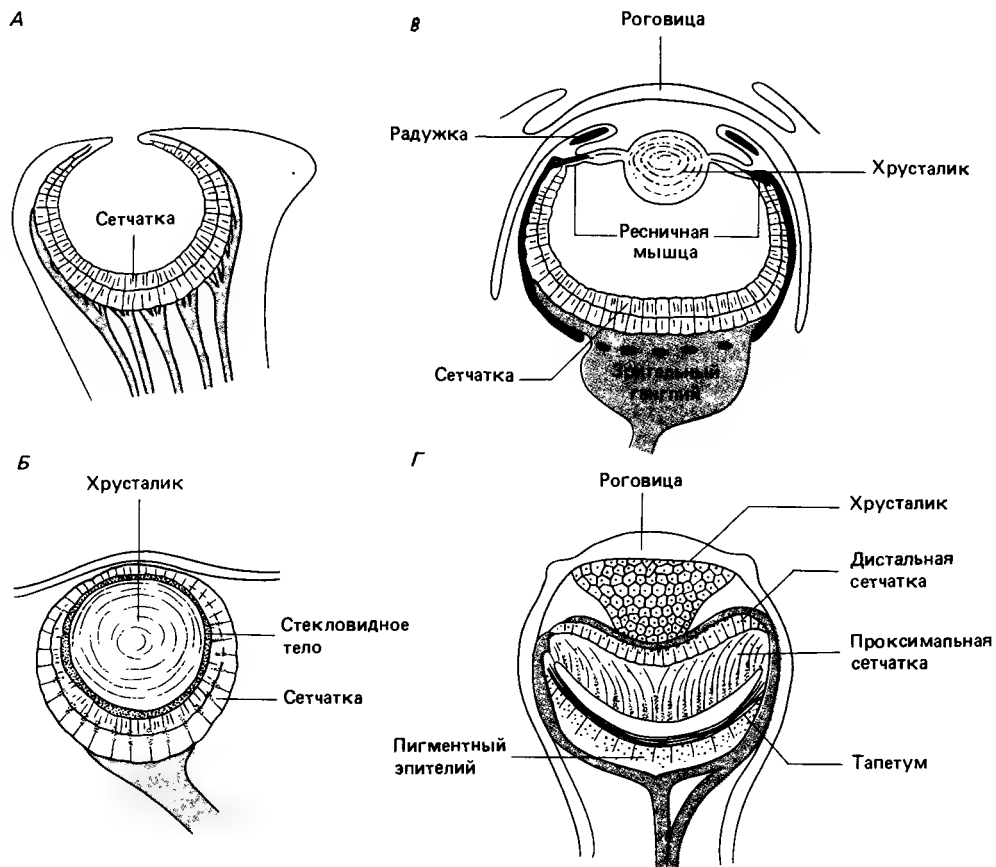
Фоторецепторные клетки могут быть рассеяны по поверхности тела, как у дождевого червя (*Lumbricus*), однако обычно они образуют скопления. Глаз самого примитивного типа состоит из группы рецепторов, лежащих на дне углубления или ямки в коже. Такой глаз в общих чертах различает направление падающего света. Из-за теней, отбрасываемых стенками ямки, свет, падающий сбоку, освещает лишь одну ее часть, а остальная остается сравнительно темной. Такие различия в освещенности могут регистрироваться набором фоторецепторов в основании ямки, образующих зачаточную сетчатку. Глаз моллюска *Nautilus* с точечным отверстием (рис. 12.9) развился из глаза-ямки, внешние края которого сошлись к центру, а слой фоторецепторов образовал сетчатку. Такой глаз работает точно так же, как фотокамера с точечным отверстием: свет от каждой точки попадает только на очень малую область сетчатки, в результате возникает перевернутое изображение.

Эволюцию глаза можно проследить у ныне живущих моллюсков, как показано на рис. 12.9. Из глаза *Nautilus* с точечным отверстием развился глаз с защитным слоем, вероятно, для предохранения от грязи. Внутри глаза образовался примитивный хрусталик, как у улитки *Helix*. Глаз такого типа обнаружен также у пауков. Встречаются и некоторые его разновидности, например глаз у гребешка *Pecten*, который имеет инвертированную сетчатку и зеркальную выстилку *тапетум*

(см. гл. 13). Глаз каракатицы *Sepia* (рис. 12.9) очень похож на глаз позвоночных. В нем находятся ресничные мышцы, которые могут менять форму хрусталика, и радужка, регулирующая, как диафрагма, количество падающего на сетчатку света.

Глаза позвоночных, хорошим примером которых служит глаз человека, построены по единому плану, хотя, как будет показано в гл. 13, и у них отмечается некоторая экологическая адаптация. На рис. 12.10 показан горизонтальный разрез человеческого глаза. Он окружен плотной оболочкой *склерой*, прозрачной в передней части глаза, где она называется *роговицей*. Непосредственно изнутри роговица покрыта черной выстилкой *сосудистой оболочкой*, которая снижает пропускающую и отражающую способность боковых частей глаза. Сосудистая оболочка выстлана изнутри светочувствительной *сетчаткой*, которую мы более подробно рассмотрим позднее. Спереди сосудистая оболочка и сетчатка отсутствуют. Здесь находится крупный *хрусталик*, делящий глаз на *переднюю* и *заднюю камеры*, заполненные соответственно *водянистой влагой* и *стекловидным телом*. Перед хрусталиком расположена *радужка* мышечная диафрагма с отверстием, называемым *зрачком*. Радужка регулирует размеры зрачка и тем самым количество света, попадающее в глаз. Хрусталик окружен *ресничной мышцей*, которая изменяет его форму. При сокращении мышцы хрусталик становится более выпуклым, фокусируя на сетчатке изображение предметов, рассматриваемых вблизи. При расслаблении мышцы хрусталик уплощается и в фокус попадают более отдаленные предметы.

У позвоночных в отличие от таких головоногих моллюсков, как каракатица, сетчатка имеет инвертированное, т. е. перевернутое, строение. Фоторецепторы лежат у сосудистой оболочки, и свет попадает на них, пройдя через слой нейронов главным образом *ганглиозных* и *биомарных клеток*. Ганглиозные клетки примыкают к стекловидному телу, и их аксоны проходят по внутренней поверхности сетчатки к *слепому пятну*, где они образуют *зрительный нерв* и выходят из глаза. Би-



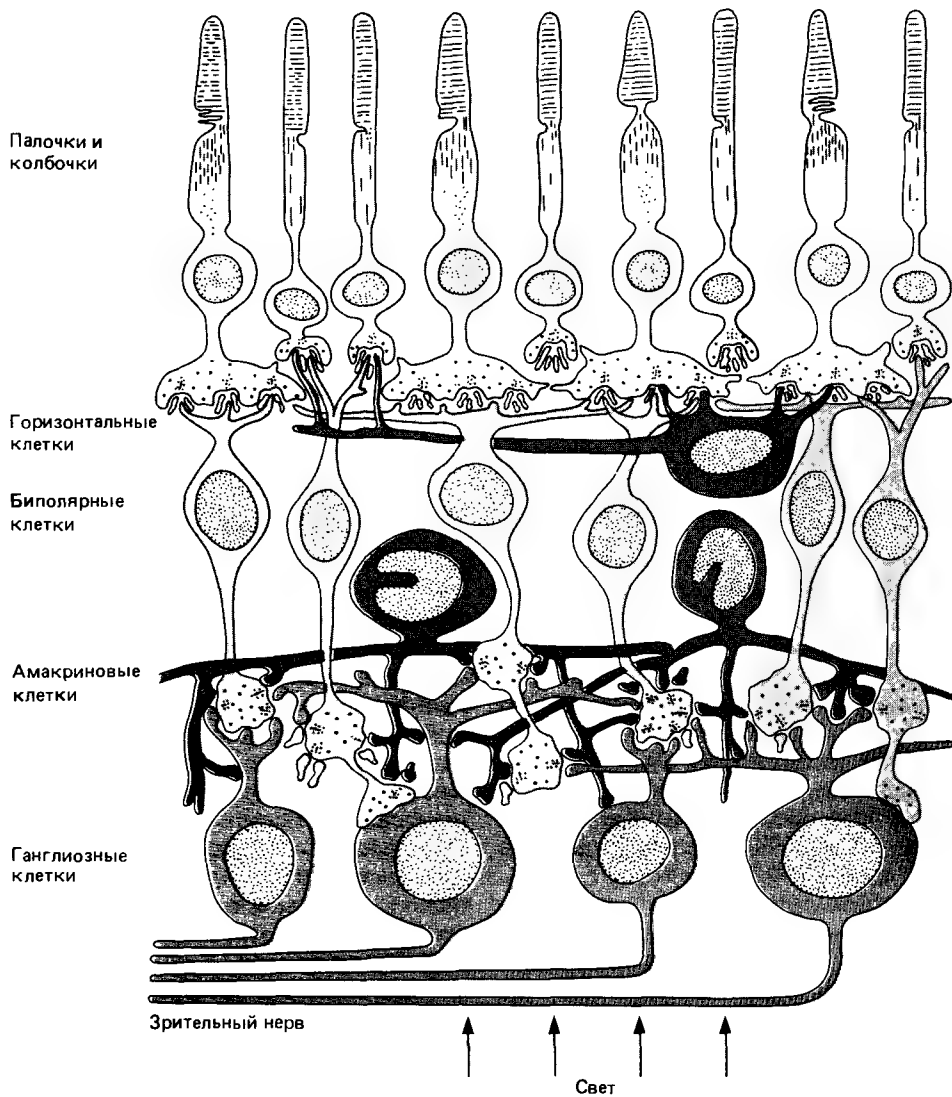


Рис. 12.11. Строение сетчатки приматов. (По Dowling, Boycott, 1966.)

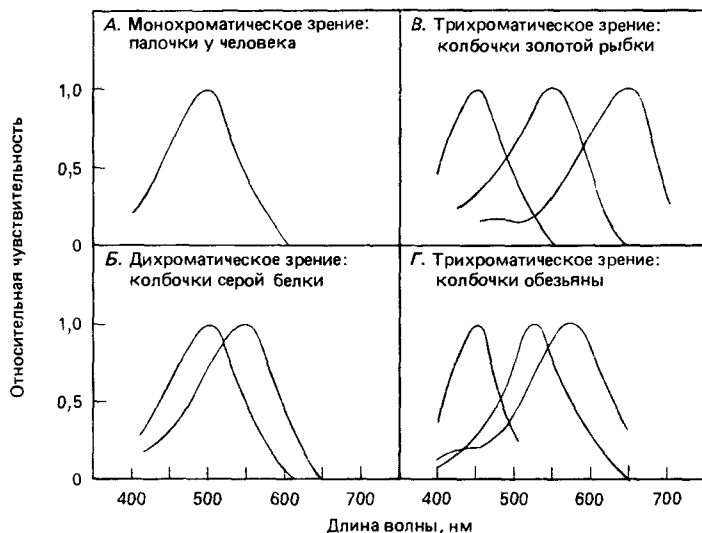
полярные клетки – это нейроны, соединяющие ганглиозные клетки с фоторецепторами (рис. 12.11).

Фоторецепторы делятся на два типа – палочки и колбочки. Палочки, более вытянутые по сравнению с колбочками, очень чувствительны к слабому освещению и обладают только одним типом фотопигмента *родопсин*. Поэтому палочковое зрение бесцветное. Оно также отличается малой разрешающей способностью (остротой), поскольку много па-

лочек соединено только с одной ганглиозной клеткой. То, что одно волокно зрительного нерва получает информацию от многих палочек, повышает чувствительность в ущерб остроте. Палочки преобладают у ночных видов, для которых важнее первое свойство.

Колбочки наиболее чувствительны к сильному освещению и обеспечивают острое зрение, так как с каждой ганглиозной клеткой связано лишь небольшое их число. Они могут быть разных типов, обла-

Рис. 12.12. Типичные рецепторные механизмы при разных типах цветового зрения. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)



дая специализированными фотопигментами, поглощающими свет в различных частях спектра. Таким образом, колбочки служат основой цветового зрения. Они наиболее чувствительны к тем длинам волн, которые сильнее всего поглощаются их фотопигментами. Зрение называют *монохроматическим*, если активен лишь один фотопигмент, например в сумерках у человека, когда работают только палочки (рис. 12.12).

Дихроматическим зрение бывает при наличии двух активных фотопигментов, как у серой белки (*Sciurus carolinensis*) (рис. 12.12). Каждая длина волны стимулирует оба типа колбочек, но в разной степени в соответствии с их относительной чувствительностью в этой части спектра. Если мозг может распознавать такую разницу, животное различает длину волны света по его интенсивности. Однако эти определенные отношения возбудимости характерны более чем для одной части спектра, поэтому некоторые длины волн воспринимаются одинаково. Это происходит также при особых формах цветовой слепоты у человека. Длина волны, одинаково возбуждающая оба типа колбочек (в области пересечения кривых поглощения), воспринимается как белый цвет и называется «нейтральной точкой» спектра. Наличие ее показано в поведенческих опытах у серой белки (Muntz, 1981).

Такое смешение меньше выражено в зрительных системах с тремя типами цветковых рецепторов или при *трихроматическом зрении* (рис. 12.12), известном у многих видов, в том числе у человека. Однако некоторое смешение происходит и здесь: можно, например, вызвать впечатление любого цвета посредством разных сочетаний трех монохроматических составляющих, специально подобранных по интенсивности и насыщенности. Без этого было бы невозможно зрительное восприятие цветной фотографии и цветного телевидения.

У многих птиц и рептилий обнаружено больше трех типов цветковых рецепторов. Кроме различных фотопигментов, колбочки этих животных часто содержат окрашенные капельки масла, которые действуют как фильтры и в сочетании с фотопигментом определяют спектральную чувствительность рецептора (рис. 12.13). Эти капельки обычно не распределены по сетчатке равномерно, а сосредоточены в определенных ее частях.

В 1825 г. чешский физиолог Ян Пуркинье заметил, что красные цвета кажутся ярче синих днем, но с наступлением сумерек их окраска блекнет раньше, чем у синих. Как показал в 1866 г. Шульц, это изменение спектральной чувствительности глаза, названное *сдвигом Пуркинье*, объясняется переходом от колбочкового

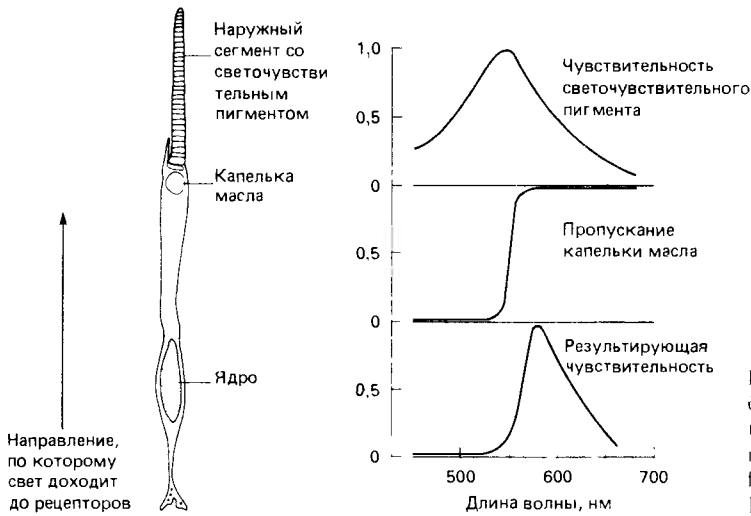


Рис. 12.13. Пример комбинации пигмента и капельки масла в колбочке глаза птены. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

зрения к палочковому во время *темновой адаптации*. Это изменение чувствительности при темновой адаптации можно измерить у человека, определяя порог обнаружения едва видимого света через разные промежутки времени пребывания в темной комнате. По мере адаптации этот порог постепенно снижается, как показано на рис. 12.14. Перегиб кривой обусловлен переходом от колбочкового зрения к палочковому. Длительность колбочкового зрения можно определить, направляя очень слабый свет на центральную ямку на сетчатке, в которой палочки отсутствуют. Длительность участия в восприятии палочек определяют у «палочковых монохроматов», т. е. у редких индивидуумов, лишенных колбочек. Как можно видеть на рис. 12.14, палочки гораздо чувствительнее к свету, чем колбочки, но содержат только один фотопигмент родопсин, максимальная чувствительность которого лежит в синей части спектра. Поэтому синие предметы кажутся в сумерках ярче предметов других цветов.

Диапазон интенсивности света, воспринимаемого глазами позвоночных, огромен — они чувствительны к значениям освещенности, различающимся в миллиард раз. Это достигается разными механизмами, особыми для каждого вида. У многих рыб, амфибий, рептилий и птиц пигмент сосудистой оболочки концентрируется между наружными сегментами рецепто-

ров при сильном освещении и оттягивается назад при его ослаблении. У этих животных наружные сегменты колбочек также подвижны. У некоторых рыб и амфибий в противоположном направлении движутся и наружные сегменты палочек. Количество света, достигающего сетчатки, регулируется сокращением зрачка. Этот рефлекс хорошо развит у угрей и камбал, ночных рептилий, птиц и млекопитающих (Prosser, 1973).

Для того чтобы на сетчатке возникало резкое изображение, проходящий в глаз

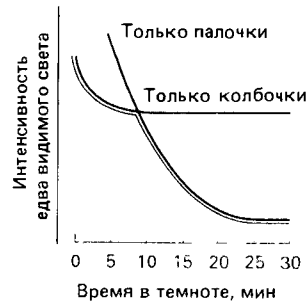


Рис. 12.14. График, показывающий, как интенсивность едва видимой короткой вспышки снижается по мере адаптации к темноте (двойная линия). Круглая одиночная линия показывает, что происходит, когда сетчатка содержит только палочки. Пологая одиночная линия показывает, что происходит, когда освещены только колбочки (т. е. когда освещение ограничено центральной ямкой) (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

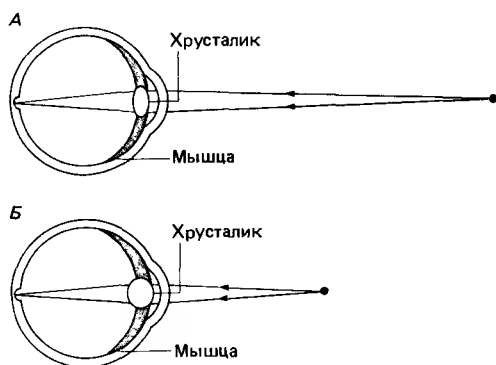


Рис. 12.15. Фокусировка глаза. Хрусталик уплощается при рассматривании дальних предметов и становится более выпуклым при рассматривании предметов вблизи.

свет должен преломляться так, чтобы фокусироваться на ней. Это происходит в роговице и хрусталике. В глазу человека преломление в роговице примерно вдвое больше, чем создаваемое хрусталиком.

Трудность в том, что роговица отстоит от сетчатки на фиксированное расстояние, и поэтому для того, чтобы предметы, находящиеся на разных расстояниях, попадали в фокус, требуется некоторая аккомодация. Для этого предназначен хрусталик. У рыб он почти сферический, с высоким показателем преломления и малым фокусным расстоянием. Это необходимо потому, что показатель преломления воды почти такой же, как у роговицы, и на поверхности глаза преломления не возникает. Форма хрусталика не постоянна, и аккомодация достигается изменением расстояния между ним и сетчаткой. У наземных позвоночных аккомодацией управляют ресничные мышцы, которые изменяют форму хрусталика. При фокусировке близко лежащих предметов хрусталик становится более сферическим, а при фокусировке отдаленных объектов он уплощается (рис. 12.15). Животные, живущие как в воде, так и вне ее, не способны видеть хорошо в обеих средах. Глаза лягушки, крокодила и гиппопотама расположены в верхней части головы, и животное может видеть объекты над поверхностью воды, когда тело его погружено. У так называемых четырехглазковых рыб (*Anableps anableps*) каждый глаз разделен

надвое полоской кожи. Верхняя его часть выступает над водой, когда нижняя остается погруженной. Единственный хрусталик в каждом глазу овальный и имеет такую форму, что нижняя часть может фокусировать подводные объекты, а верхняя – предметы над поверхностью воды.

Поле зрения у глаз во многом зависит от их положения на голове. У позвоночных поле зрения каждого глаза составляет около 170° (Duke-Elder, 1958). У разных видов поля зрения обоих глаз перекрываются в разной степени. В общем, у хищников это перекрывание спереди значительное, а сзади лежит слепая область, тогда как у животных, являющихся их добычей, перекрывание небольшое, а слепая область меньше (рис. 12.16).

При двух перекрывающихся полях зрения возможно *бинокулярное зрение*. Его преимущество состоит в том, что оно обеспечивает более точное восприятие глубины и оценку расстояния, чем монокулярное зрение. Это важно для животных, которые пользуются такой информацией при захватывании добычи. Достоинство широкого поля зрения заключается в том, что при нем легко различаются движения, даже если они происходят позади животного. Совершенно очевидно, что это важно для видов, которые должны остерегаться приближения хищника.

При рассматривании предмета, когда важна острота зрения, изображение приводится в фокус на центральной ямке. Для одновременного фокусирования обоими глазами должна существовать некоторая конвергенция обеих линий зрения. Чем ближе рассматриваемый предмет, тем большая необходима конвергенция. Направление обеих линий зрения устанавливают *наружные мышцы глаза*, пока оба изображения на сетчатках не совпадут и головной мозг не будет регистрировать единое изображение. Если в это же время мозг отмечает степень конвергенции обоих глаз, возникает информация о расстоянии до предмета. Однако точное совпадение обоих изображений близких предметов на сетчатках невозможно. Расстояние между глазами будет определять разницу в положении двух изображений. Это расхождение, диспаратность, изобраа-

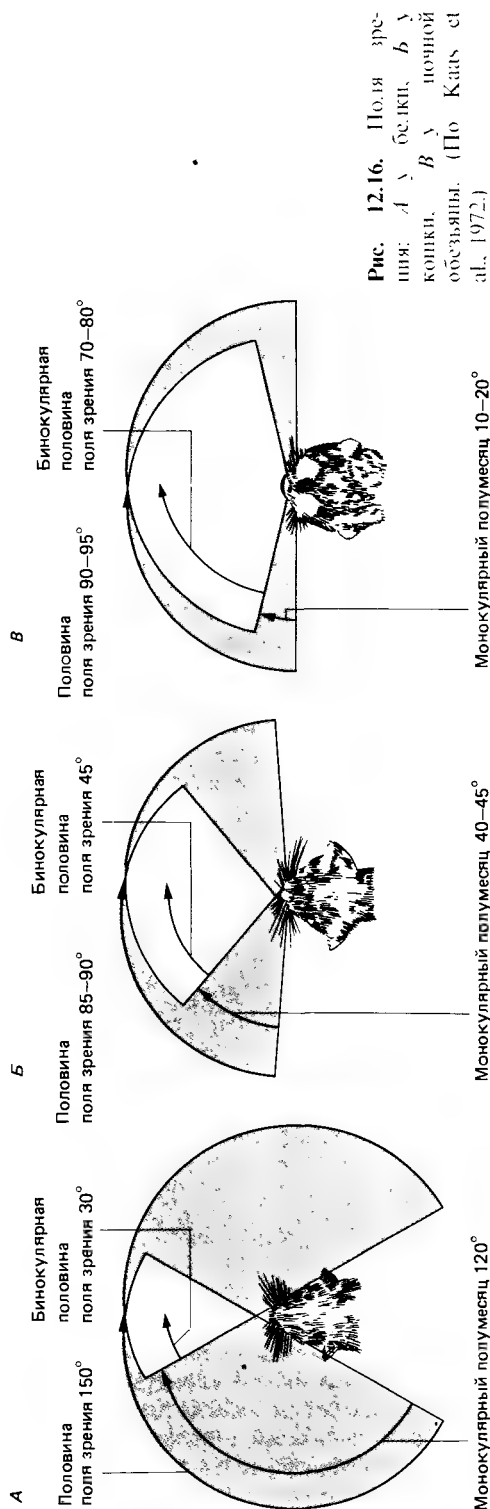


Рис. 12.16. Поля зрения: А — белки, Б — кошки, В — ночной обезьяны. (По Кэкс et al., 1972.)

жений на сетчатках тоже дает важную информацию о расстоянии до предметов. Оценка расстояния и глубины — сложный процесс, для которого требуется много данных кроме тех, какие доставляют конвергенция и диспаратность.

Хотя основной план устройства глаза одинаков у всех позвоночных, существует множество различий и специализаций, часть из которых будут рассмотрены в гл. 13. Но особенно существенны в этом отношении различия центральных ямок. Человек обладает одной расположенной в центре глаза ямкой с круглыми очертаниями, которая содержит только колбочки и составляет часть сетчатки, дающую наибольшую остроту зрения. У гепарда и многих птиц центральная ямка вытянута по горизонтали. Такое удлинение присуще, по-видимому, животным, обитающим на открытой местности или летающим над морем (Meyer, 1977; Hughes, 1977). У древесных млекопитающих, например у кошки и белки, центральная ямка имеет форму диска: то же самое относится к ночным млекопитающим, например к ежу и мыши. Для таких животных вертикальное направление, очевидно, так же важно, как и горизонтальное (Hughes, 1977).

У большинства птиц имеется центральная ямка определенного типа и приблизительно у половины обследованных птиц больше, чем по одной ямке, в каждом глазу (Meyer, 1977). У многих птиц одна центральная ямка служит для бинокулярного зрения, а вторая — для бокового поля зрения. Приспособительное значение разных устройств ямки у птиц не совсем ясно. Их главные функции, вероятно, имеют отношение к сложным зрительным задачам, связанным с полетом, особенно с захватом добычи на лету и с приземлением (Lythgoe, 1979).

12.4. Сенсорные оценки

Психологи традиционно проводят различие между ощущением и восприятием. Ощущения — это основные данные органов чувств. сырой материал, из которого извлекается знание. Красное и синее это примеры цветовых ощущений. Восприятие — это процесс как интерпретации сен-

сорной информации в свете опыта, так и бессознательного заключения. Например, глядя на какой-нибудь пейзаж, мы используем цвет как руководство для суждения о расстоянии, на каком находятся холмы и другие объекты на местности. Это хорошо знают художники, которые обычно пользуются разными оттенками синего, чтобы создать впечатление расстояния.

Больше ста лет психологи усиленно изучают восприятие у людей, главным образом в лаборатории, и обычно испытуемые должны давать словесный ответ в различных условиях восприятия. Исследованию ощущения и восприятия у животных мешает то, что они не могут разговаривать с нами, а нам трудно представить себе, как экспериментальные ситуации интерпретируются животными. Тем не менее многие из методов, разработанных исследователями психологии человека, нашли применение в изучении поведения животных.

Фехнер (1801–1887) полагал, что ощущения нельзя измерить непосредственно, так как они представляют собой полностью личный опыт. Можно измерить величину физического стимула, а человеку предложить оценить величину полученного ощущения. Проблема состоит в том, что, если два человека дадут разные количественные оценки одинаковым стимулам, мы не можем сказать, получили ли они разные ощущения или же просто оценили по-разному их величину. Фехнер понимал, что, хотя ощущения нельзя сравнить с физическими стимулами, они сравнимы между собой. Человек может сравнить два ощущения и сказать, одинаковые они или разные. Один из методов изучения этой способности – постепенное изменение интенсивности стимула, предъявляемого испытуемому, пока он не скажет, что заметил разницу. Эта разница между измененной и исходной интенсивностью, устанавливаемая в результате неоднократных повторений опыта, названа *едва заметной разницей*. Ее физическая величина может быть измерена в широком диапазоне интенсивностей физического стимула. Например, испытуемому можно предложить несколько раз сравнить две

массы: одну – стандартную, скажем 100 г, а вторую – из набора для сравнения. Испытуемый должен ответить, была ли вторая масса больше первой, такой же или меньше ее. На основании повторных тестов такого типа экспериментатор может определить, во-первых, *интервал неопределенности*, в пределах которого испытуемый не уверен, отличается ли предлагаемая масса от стандартной, а во-вторых, *разностный (дифференциальный) порог*, то есть величину, на которую надо изменить интенсивность стимула, чтобы вызвать другое ощущение.

В 1834 г. немецкий физиолог Вебер высказал мысль, что разностный порог представляет собой постоянную долю стандартного стимула. Иными словами, если изменение массы от 100 до 110 г (на 10%) составляло едва заметную разницу, то разница между 10 и 11 г, т.е. то же изменение на 10%, должно быть различимо точно так же. Другими словами, если I – это значение стандартного стимула, а ΔI – прирост его интенсивности, необходимый для возникновения едва заметной

разницы, то отношение $\frac{\Delta I}{I} = \text{const}$. Это выражение известно как *закон Вебера*, а дробь $\Delta I/I$ – это *отношение Вебера*.

Фехнер считал, что закон Вебера служит ключом к измерению субъективного опыта. Он и его сотрудники провели множество опытов для проверки этого закона. В общем, он правилен для нормальных пределов интенсивности стимула, но может нарушаться в крайних областях этого диапазона интенсивности. Фехнер особенно интересовался соотношением между физической интенсивностью стимула и субъективной величиной вызываемого им ощущения. Он предложил следующую формулу, известную под названием *закона Фехнера*:

$$S = k \log I,$$

где S – субъективная величина, I – интенсивность стимула, а k – константа. Интересным следствием такого подхода является то, что разным сенсорным моделям присущи разные отношения Вебера, как показано в табл. 12.2. Чем меньше

Таблица 12.2. Типичные (в средней части диапазона) значения отношения Вебера для разных видов чувствительности

Сенсорная модальность	Отношение Вебера ($\Delta I / I$)
Зрение (яркость, белый свет)	1 60
Кинестезия (поднимаемые тяжести)	1 50
Боль (термически вызванная на коже)	1 30
Слух (тон средней высоты и умеренной громкости)	1 10
Давление (давление на кожу)	1 7
Обоняние (запах сырого каучука)	1 4
Вкус (поваренная соль)	1 3

отношение, тем тоньше ощущение. Так, среди испытанных видов чувствительности у человека различительная способность зрения наибольшая, а вкуса наименьшая.

В целом это теоретическое и экспериментальное направление названо *психофизикой*. Законам Вебера и Фехнера предложены разные альтернативы, и некоторые исследователи считают, что *степенной закон* дает более точную интерпретацию данных (см. обзор Kling et al., 1971). Но против классического психофизического подхода были выдвинуты и более основательные возражения.

Классический психофизический эксперимент требует, чтобы испытуемый отвечал по принципу «да–нет». Интерпретация результатов предполагает, что существует совершенно определенный критерий, для того чтобы сказать: «Да, я замечаю разницу» или «Нет, не замечаю», т. е. считается, что испытуемый не дает неопределенных ответов. Ранние исследователи знали, что состояние человека может изменять даваемые им в опыте оценки. Они пытались устранить это неудобство, работая только с тщательно тренированными испытуемыми или вводя время от времени обманные пробы и учитывая возможность ложных ответов. Коренное улучшение было получено введением методов, заимствованных из теории обнаруживаемости сигналов, первоначально созданной для решения проблем, возникающих в теле- и радиосвязи (Swets et al., 1961).

Эта теория, обычно называемая *теорией обнаружения сигналов*, не использует четкого критерия «да нет». Она считает, что ответ «да» или «нет» испытуемого зависит от действия стимула с учетом существующей изменчивости (шума) в уровне данного раздражения от ожидания наблюдателя и от потенциальных последствий его решения. Предположим, например, что испытуемому предложено ответить, громче ли подаваемый сигнал, чем стандартный. Четыре возможных результата приведены в табл. 12.3. Предположим также, что мы условились вознаграждать испытуемого суммой в 25 центов за каждую правильно обнаруженную разницу в громкости (попадание) и штрафовать его на 25 центов за необнаружение такой разницы (промах). Мы платим также по 10 центов за каждое правильно установленное отсутствие разницы (правильное отрицание) и штрафуем на 5 центов за указание разницы, когда ее не было (ложная тревога). Теперь результаты ответов испытуемого можно выразить в виде платежной ведомости (табл. 12.4). Допустим, испытуемому предложено 100 тестов, в одной половине которых имеется

Таблица 12.3. Четыре возможных результата опыта по обнаружению стимула

Стимул		Ответ	
		Да	Нет
		Попадание	Промех
	Включен	Попадание	Промех
	Выключен	Ложная тревога	Правильное отрицание

Таблица 12.4. Платежная ведомость. Доллары, заработанные и потерянные при ответах «да» и «нет», когда стимул включен или выключен в 100 пробах

Стимул		Ответ	
		Да	Нет
		12,50 доллара	– 12,50 доллара
	Включен	12,50 доллара	– 12,50 доллара
	Выключен	– 2,50 доллара	5,00 доллара

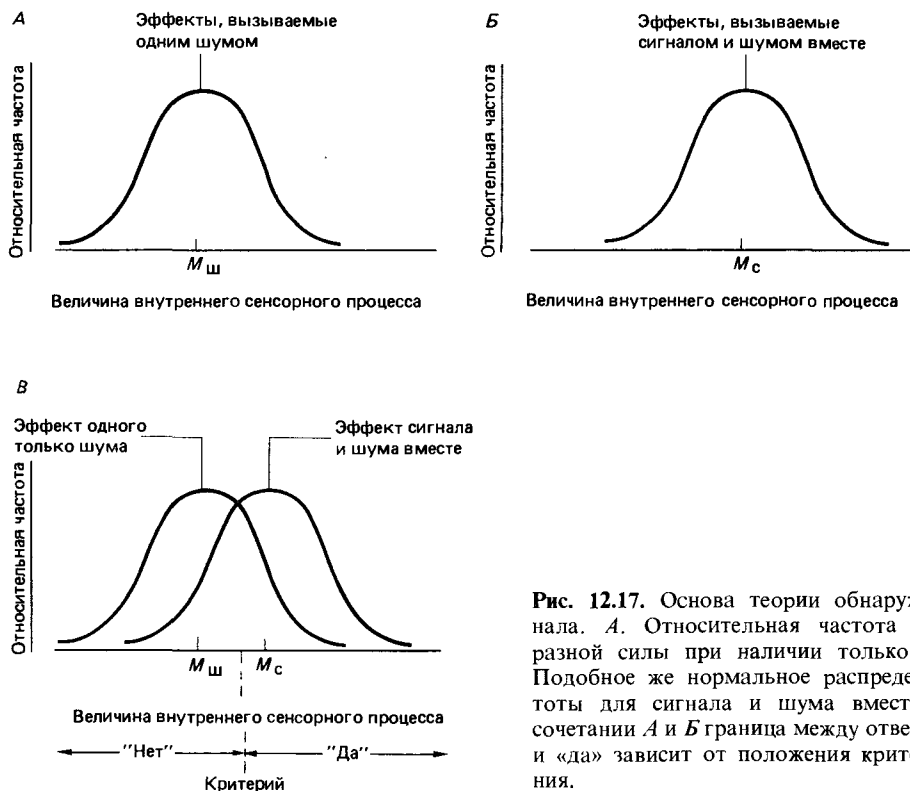


Рис. 12.17. Основа теории обнаружения сигнала. А. Относительная частота ощущений разной силы при наличии только шума. Б. Подобное же нормальное распределение частоты для сигнала и шума вместе. В. При сочетании А и Б граница между ответами «нет» и «да» зависит от положения критерия решения.

ся истинная разница в громкости, а в другой половине разницы нет. Неизменно говоря «да», он заработал бы 12 долларов 50 центов за 50 правильных ответов и был бы оштрафован на 2 доллара 50 центов за 50 ошибок. Неизменно говоря «нет», испытуемый заработал бы 5 долларов за 50 правильных ответов и был бы оштрафован на 12 долларов 50 центов за 50 ошибок. Таким образом, отвечая все время положительно, испытуемый заработал бы 10 долларов, а отвечая все время отрицательно, потерял бы 7 долларов 50 центов. Неудивительно, что при таком расчете испытуемый был бы настроен отвечать «да».

Другая форма настроенности создается ожиданиями испытуемого. Так, например, Линкер и др. (Linker et al., 1964) обнаружили, что в тестах тенденция давать положительный ответ отчасти зависела от того, как часто предъявлялся стимул. Если он предъявлялся в 90% случаев, авторы получали большой процент «попаданий» и ложных тревог. Когда же этот

стимул предъявлялся только в 10% случаев, правильных положительных ответов и ложных тревог оказывалось мало.

Согласно теории обнаружения сигналов, не существует нулевых стимулов, т. е. испытуемый знает, что сенсорные события засорены фоновым шумом. Поэтому задача состоит не в том, чтобы просто сказать, предъявлен ли стимул, а в том, чтобы отличить его сочетание с шумом от одного шума. На рис. 12.17 показано, как это делается. Критерий решения устанавливается тенденцией испытуемого к определенному ответу, которая в свою очередь определяется системой вознаграждения. Так, при одном способе проверки этой теории условия стимуляции оставляют постоянными, а меняют систему оплаты. При другом способе сохраняют тенденцию отвечать определенным образом, а меняют свойства стимуляции. Результат такого рода опыта по определению тенденции к определенному ответу получается очень достоверный. У более консервативного испытуемого понижается доля

как ложных тревог, так и правильных попаданий, и наоборот (рис. 12.18). При усилении стимула число ложных тревог снижается, а число попаданий растет.

Психофизическими методами изучались многие стороны поведения животных. Первым исследованием такого рода, по-видимому, была работа Блафа (Blough, 1955), который изучал темновую адаптацию у голубей. Этот автор научил голубей клевать два ключа, расположенных непосредственно под освещенным окошечком. Свет проникал в аппарат только от этого источника. Птицы были обучены клевать ключ А, когда видели стимул, и ключ Б, когда не видели его. Клевание ключа А автоматически приводило к потускнению стимула, а клевание ключа Б повышало его яркость. Обученную птицу тестировали следующим образом.

Сначала стимульное окошечко ярко освещено, и птица клюет только ключ А. Каждый удар клювом снижает яркость стимула, но птица продолжает клевать этот ключ, пока стимул не станет таким слабым, что будет ниже абсолютного порога для голубя. В этот момент птица начинает клевать ключ Б, из-за чего стимул становится ярче. Когда он снова становится видимым птице, она возвращается к ключу А. В течение часа птица попеременно клюет ключи А и Б, и яркость стимула колеблется в области абсолютного порога птицы. Эта процедура позволяет проследить *кривую темновой адаптации* голубя. Сначала птица адаптирована к свету, но по мере потускнения стимула начинает адаптироваться к темноте. Иными словами, ее порог постепенно меняется так, как показано на рис. 12.19. Обратите внимание на характерный перегиб этой кривой, соответствующий переходу от колбочкового к палочковому зрению (см. рис. 12.14).

12.5. Фильтрация стимула

Анатомические и физиологические исследования органов чувств и связанных с ними отделов нервной системы могут дать ценную информацию о сенсорных способностях животного. Однако сами по себе они не позволяют сделать оконча-

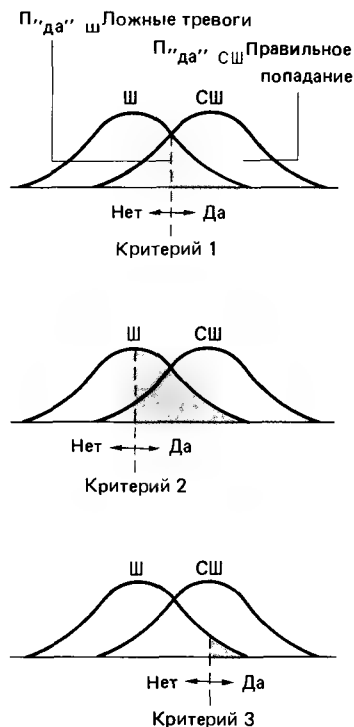


Рис. 12.18. Гипотетические эффекты разных критериев решения согласно теории обнаружения сигнала. Вероятность ответов «да» соответствует области справа от критерия, а вероятность ложных тревог темным областям. Предполагается, что стимул и шум остаются неизменными.

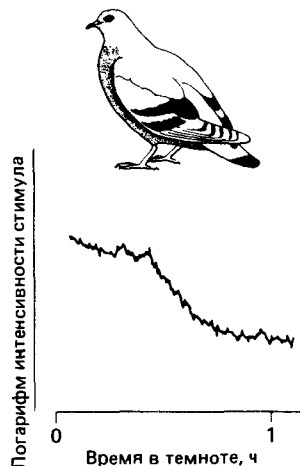


Рис. 12.19. Кривая темновой адаптации голубя, полученная психофизическим методом. (По Blough, 1955.)

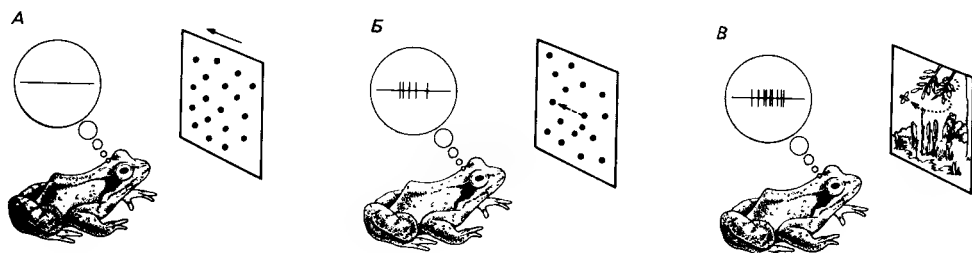


Рис. 12.20. Детекторы жуков у лягушки не отвечают на движение поля с точками (А), но реагируют на движение одной точки (Б), особенно при ее беспорядочном движении (В).

тельных выводов о том, что животное воспринимает и чего не воспринимает, поэтому обычно желательно поведенческое подтверждение. Кроме того, демонстрация того, что ЦНС получает определенную сенсорную информацию, ничего не говорит нам о том, как эта информация используется.

Потенциально животному доступно гораздо больше информации, чем оно в состоянии зарегистрировать и на которую способно ответить. Каким-то путем животное должно производить отбор, реагируя только на те явления, которые ему важны, и игнорируя остальные. Этот феномен называют *фильтрацией стимула*. Смысл его в том, что на разных стадиях причинной цепи между стимулом и реакцией некоторые стимулы отфильтровываются и не влияют на поведение животного.

В известном смысле некоторая степень фильтрации обусловлена ограниченными возможностями органов чувств. Так, например, ухо человека не реагирует на звуки частотой выше 20 кГц. Глаз человека отфильтровывает инфракрасные и ультрафиолетовые части спектра, хотя некоторые животные их различают (см. гл. 13). Интересный пример приведен в работе по древесной лягушке (*Eleutherodactylus coqui*). Ее видовое латинское название происходит от особого издаваемого самцом звука «ко-кви», который служит для привлечения самок и отпугивания самцов. Барабанная перепонка у самцов и самок настроена по-разному. Самцы слышат только звук «ко», а самки — звук «кви». Точно так же рецепторы насекомых часто высокоспециализированны и реагируют

только на узкий диапазон стимуляции, как это, например, происходит с обонянием у тутового шелкопряда (*Bombyx mori*).

Когда стимул обнаружен, он может быть автоматически классифицирован таким образом, что все его посторонние особенности отфильтровываются. Так, например, Летвин и др. (Lettvin et al., 1959) показали, что у лягушки фоторецепторы сетчатки соединены между собой, образуя рецептивное поле, как показано на рис. 12.20. Некоторые из них, называемые «детекторами жуков», различают главным образом мелкие темные движущиеся предметы. В поисках пищи лягушки реагируют на такие объекты больше, чем на другие стимулы.

Избирательная реактивность широко распространена у животных. Реагируя в определенной ситуации, животное использует только часть потенциально доступной информации. Так, например, Лэк (Lack, 1943) наблюдал, что самцы зарянок (*Erithacus rubecula*) часто нападают на других красногрудых зарянок, которые вторгаются на их территорию. Они нападают также на чучело зарянки, помещенное на эту территорию, но только если у него красная грудь. По-видимому, красная грудь служит мощным стимулом для выделения другой зарянки как нарушителя границ. Действительно, Лэк показал, что хозяин территории энергично нападает на пучок красных перьев, как будто это зарянка-нарушитель. Нет сомнения, что зарянка способна отличить пищу от пучка перьев, но в ситуации защиты территориальных границ она как бы слепнет в отношении всех прочих признаков объек-

та, кроме красной груди. Такого типа стимул называется *сигнальным раздражителем (стимулом)*.

Сигнальные раздражители могут меняться с изменением внутреннего состояния животного. Так, серебристые чайки (*Larus argentatus*) крадут и поедают яйца других чаек. Чайка-грабитель различает яйца по их форме. Но для насидивающей чайки при возвращении выкатившихся яиц в гнездо важнее всего их величина и окраска, а форма имеет сравнительно малое значение. Такие птицы, в частности, готовы затаскивать в гнездо круглые или цилиндрические предметы того же размера и окраски, что и настоящее яйцо. Однако, как только чайка садится на яйца, их форма снова приобретает значение и если отличается от округлой, птица отказывается от насиживания (Baerends, Drent, 1970). Таким образом, яйца обладают тремя разными наборами сигнальных раздражителей соответствующими трем разным видам поведения.

Другой интересный пример сигнальных раздражителей содержится в работе Г. Бургхардта (G. Burghardt) с сотрудниками по пищевому поведению подвязковых змей (*Thamnophis*) и ужей (*Natrix*), которые живут в США в реках и прудах и питаются мелкими рыбешками и червями. Они обнаруживают свою добычу по вкусу и запаху и обладают хеморецепторами, находящимися в парных ямках на нёбе, так называемым «якобсоновым органом». Змея высовывает язык, слизывает химические вещества с добычи и затем вставляет кончик языка во вкусовые ямки. Бургхардт предлагал разным видам подвязковых змей ватные тампоны, пропитанные экстрактами из рыб, лягушек, саламандр и червей. Он обнаружил, что разные виды оказывали большее предпочтение тому типу добычи, которым они обычно питаются в естественных условиях. Эта тенденция проявлялась у них сразу не питавшихся новорожденных змей, причем ее нельзя было изменить, меняя пищу матери или насильно кормя молодых змей искусственной пищей (Burghardt, 1970). Однако предпочтения изменяются, когда змеи переключаются на другую добычу. Так, виды, в естественных условиях пред-

почитавшие гольянов, начинают предпочитать серебряных карасей, привыкнув питаться этими рыбами (Burghardt, 1975). По-видимому, химические свойства определенной добычи действуют как сигнальные раздражители в отношении которых змея обладает генетически обусловленной склонностью, однако эта склонность может изменяться под влиянием приобретенного опыта.

Хотя некоторые сигнальные раздражители могут быть результатом периферической фильтрации (например, в случае детекторов жуков и лягушек), совершенно очевидно, что большая часть таких стимулов определяется процессами в ЦНС. Первые этологи постулировали существование *врожденного пускового механизма* (ВПМ), который, как они полагали, отвечает за опознание сигнальных стимулов. По причинам, рассмотренным в гл. 20, эта концепция больше не популярна у этологов. Тем не менее они согласны с тем, что какой-то центральный фильтрующий механизм определяет способность многих видов предпочтительно реагировать на сигнальные раздражители.

В этологических исследованиях также привлек к себе внимание особый временный тип фильтрации стимулов, отличный от сравнительно постоянного опознания сигнальных раздражителей. Это понятие *поискового образа*, впервые предложенное Я. Юкскюлем (Uexkull, 1934). Нам всем знаком такой феномен восприятия, когда вдруг увидишь то, чего раньше не замечал. Когда мы смотрим на фотографию замаскированных насекомых, то сначала можем не различать ни одного из них, потом вдруг увидим одно, за ним другое и т. д. После этого нам кажется, что найти их на фотографии совсем нетрудно. У нас сформировался поисковый образ насекомого.

Во многих работах показано наличие таких поисковых образов у животных. Так, например, Кроуз (Croze, 1970) научил черных ворон (*Corvus corone*) искать корм, спрятанный под раковинами мидий разного цвета, разбросанными на большом расстоянии друг от друга по земле. Вороны должны были переворачивать каждую раковину, чтобы увидеть, не ле-

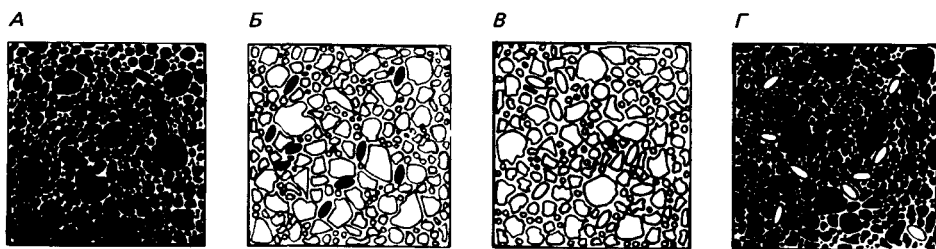


Рис. 12.21. Рис, предъявляемый цыплятам на разном фоне. *А.* Зеленый рис на зеленом фоне. *Б.* Зеленый на оранжевом фоне. *В.* Оранжевый на оранжевом фоне. *Г.* Оранжевый на зеленом фоне. (Dawkins, 1971a.)

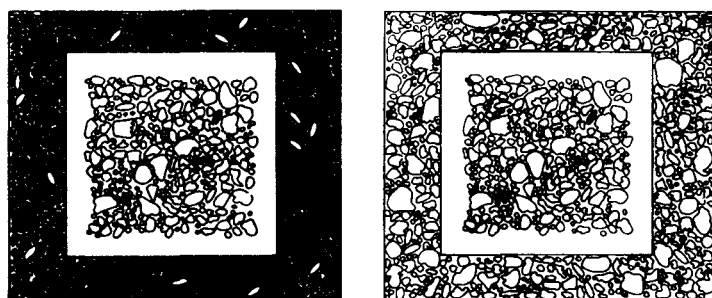


Рис. 12.22. Выбор между двумя замаскированными оранжевыми зернами (*вверху слева и внизу справа* в тестовом квадрате) и двумя выделяющимися зелеными зернами среди выделяющихся оранжевых эталонных зерен (*слева*) и среди замаскированных оранжевых эталонных зерен (*справа*). (Из Marian Dawkins, 1971.)

жит ли под ней корм. В течение некоторого времени они предпочтительно сосредоточивали поиск на одном цвете и игнорировали раковины других цветов, хотя у них и был опыт обнаружения корма под раковинами всех типов. Одного образца, предъявленного экспериментатором, иногда было достаточно, чтобы вызвать поиск раковин определенного цвета. Вороны вели себя так, как будто обладали поисковым образом для определенной окраски раковины, который сохранялся некоторое время, но легко мог переключиться на другой цвет.

Самое тщательное исследование поисковых образов проведено Мэриан Доукинс (Marian Dawkins, 1971, a, b) у цыплят в лабораторных условиях. В течение трех недель цыплят кормили окрашенными в оранжевый или зеленый цвет рисовыми зернами на белом фоне. Затем тестировали способность цыплят обнаруживать зерна на фоне другого цвета (заметные

зерна) и на фоне того же цвета (замаскированные зерна), как показано на рис. 12.21. Доукинс обнаружила, что, хотя сначала цыплята не различали замаскированные зерна, постепенно по мере приобретения опыта наступало заметное улучшение их поиска. Выяснилось также, что опыт поедания заметных зерен понижал способность цыплят видеть замаскированный корм. Поэтому способность обнаруживать его, очевидно, не может объясняться просто приобретением опыта.

В следующих экспериментах Доукинс тестировала цыплят, которые уже питались определенным исходным видом зерен (рис. 12.22). Она установила, что, когда исходные зерна были заметны, цыплята больше реагировали на тестовые зерна, выделяющиеся по цвету. Когда же исходные зерна были замаскированы, цыплята больше реагировали на тестовые зерна, различимые не по цветовым признакам, а по текстуре и форме. Эти данные

можно толковать как избирательное внимание. Так, когда исходные зерна были заметны благодаря их цвету, цыплята обращали внимание на цвет, и, следовательно, затем им было легче обнаруживать зерна по цвету. Когда же исходные зерна были замаскированы, т.е. окрашены точно так же, как фон, цыплята обращали внимание на нецветовые признаки. В результате им было легче обнаруживать тестовые зерна по нецветовым признакам. Гипотеза Доукинс подтверждается многочисленными демонстрациями избирательного внимания у других животных.

Животное способно различать два стимула, но обычно лишь после того, как его научат этому. Такое научение называется *дискриминационным*, или *различительным*. Подходящими стимулами для исследования такого научения у крыс являются черный и белый прямоугольники. Обычно их предъявляют на сером фоне, и опыт должен содержать все рассматриваемые ниже обычные контроли. Не ограничивая животное одним признаком, важнейшим при исследовании сенсорных способностей, можно изучать, как наличие двух путей решения задачи влияет на процесс научения. Так, прямоугольники могут различаться величиной или ориентацией.

Рассмотрим случай различения по яркости и ориентации, когда черный прямоугольник предъявляется в вертикальном положении, а белый – в горизонтальном. Теперь мы должны решить, какой стимул будет вознаграждаться, а какой не будет. Здесь мы наталкиваемся на проблему, как не спутать предпочтения крысы с ее способностями к научению. Не исключено, что крысы легче обучить различению по яркости, чем по ориентации, но при этом они предпочитают черное белому. При вознаграждении черного стимула крысе, уже имевшей склонность к правильному ответу, будет легче решить задачу, чем при вознаграждении белого стимула. Таким образом, исходные предпочтения крысы легко могли исказить результаты исследования ее способностей к научению. Один из путей преодоления этой трудности состоит в том, чтобы разделить 20 крыс на две группы по 10 животных и в одной вознаграждать выбор черного цвета, а в

другой – выбор белого. Но та же проблема встает и в отношении ориентационного признака, так что каждую группу надо разделить еще на две и одну половину вознаграждать за выбор вертикального прямоугольника, а вторую за выбор горизонтального. Табл. 12.5 показывает, что в отношении конфигурации вознаграждаемого стимула план опыта сбалансирован.

Для решения такого типа задачи по научению крысы должны научиться приближаться к определенному стимулу и избегать другого, чтобы получить вознаграждение. Но вознаграждение может быть связано с многими характеристиками стимулов. Так, крысы могли бы научиться связывать вознаграждение с формой, величиной, положением, ориентацией, цветом или яркостью стимулов. В рассматриваемом случае крысы никак не могли бы решать задачу на основе формы, величины, положения или цвета, потому что вознаграждаемый и не вознаграждаемый стимулы различаются не по этим признакам, а по яркости и ориентации. Но как крысы обнаружат, какие характеристики стимула связывать с вознаграждением?

Сазерленд и Макинтош (Sutherland, Mackintosh, 1971) показали, что при решении задач такого типа животные должны научиться двум вещам: 1) на какие свойства стимулов обращать внимание и 2) какое из двух проявлений этого свойства вознаграждается. Например, крыса, получившая награду за то, что обратила внимание на яркость стимула, скорее будет и в дальнейшем обращать внимание на яркость. Если эта крыса выбрала черные стимулы, то, вероятнее всего, она

Таблица 12.5. План опыта по различению

Группа	Число крыс	Ориентация стимула	Цвет стимула
1	5	Г	Ч
2	5	В	Ч
3	5	Г	Б
4	5	В	Б

Ч – черный; Б – белый; Г – горизонтальный; В – вертикальный.

будет выбирать черное и в следующих пробах, при которых ее внимание обращено на яркость. Крысы, научившиеся реагировать на определенную яркость или ориентацию или на оба этих свойства, успешно научались решать описанную выше задачу, а крысы, обращавшие внимание на другие свойства стимулов, такие, как величина или положение, могли бы получить вознаграждение только в 50% случаев. Поэтому крысы, обращающие внимание на яркость или ориентацию или на то и другое, всегда будут вознаграждаться больше.

Чтобы определить, на какие свойства стимулов крысы в самом деле научились обращать внимание, проводятся невознаграждаемые *тесты на перенос*. При них крысам предъявляют стимулы, различные по ориентации или яркости, но не по обоим этим свойствам. Так, в половине проб стимулы представляют собой черные или белые прямоугольники, различающиеся только по ориентации, а во второй половине горизонтальные или вертикальные прямоугольники, различающиеся только по яркости. Крысы, научившиеся обращать внимание лишь на ориентацию, способны решить только первую задачу, а те, которые научились обращать внимание только на яркость, могут решить вторую задачу, но не могут – первую. Крысы, научившиеся обращать внимание одновременно на яркость и ориентацию, в тестах на перенос способны решать задачи обоих типов.

В общем, полученные факты решительно говорят в пользу того, что избирательное внимание присуще многим видам животных. Часто альтернативные признаки связаны с одними и теми же предметами, а это значит, что избирательное внимание должно подчиняться центральной регуляции, а не просто объясняться ориентацией головы или каким-нибудь другим периферическим явлением. Избирательное внимание представляет собой такого типа фильтрацию стимулов, при которой свойства стимульной ситуации хотя и регистрируются органами чувств животного, но не так, чтобы это могло повлиять на его научение или поведение.

В принципе концепция поискового об-

раза, исследованная М. Доукинсом (1971, а, б), мало чем отличается от концепции избирательного внимания, предложенной Сазерлендом и Макинтошем (1971). В самом деле, если теории избирательного внимания правильны, то следует ожидать, что мы найдем многочисленные доказательства этому в поведении животных в их естественной среде. Эколог Л. Тинберген (L. Tinbergen, 1960) заметил, что большие синицы (*Parus major*), которые охотятся в нидерландских сосняках, не реагировали на новый тип жертвы, как только она появлялась. Даже если новая добыча появлялась постепенно, птицы часто в течение нескольких дней игнорировали ее, а затем резко изменяли свое отношение. Тинберген постулировал, что птицы не замечают новой добычи, пока у них не возникает соответствующий поисковый образ. Кребс (Krebs, 1973) рассматривает другие сходные примеры.

12.6. Сложные стимулы

У животных, как и у людей, мы можем описывать сенсорные способности в отношении физических свойств стимулов, но это ничего не говорит нам о субъективной оценке стимула животным. Этологам важно знать, какое значение животные придают разным аспектам стимульной ситуации. Самыми успешными попытками узнать это были такие, при которых животное вынуждали главным образом проявлять свои внутренние стандарты сравнения стимулов. В качестве примера обратимся сначала к работе Берендса и Крейта (Baerends, Kruijt, 1973) по опознанию яиц серебристыми чайками – птицами, которые откладывают три яйца в мелкое гнездо на земле и затаскивают туда поддельные яйца, если они определенным образом похожи на настоящие (рис. 12.23).

Берендс и Крейт решили выяснить, по каким признакам серебристые чайки опознают яйцо в такого рода ситуации. Они удаляли из гнезда два настоящих яйца и на его край клали два поддельных. Поддельные яйца были разной величины и могли различаться по цвету, рисунку или форме. Величина поддельного яйца опре-

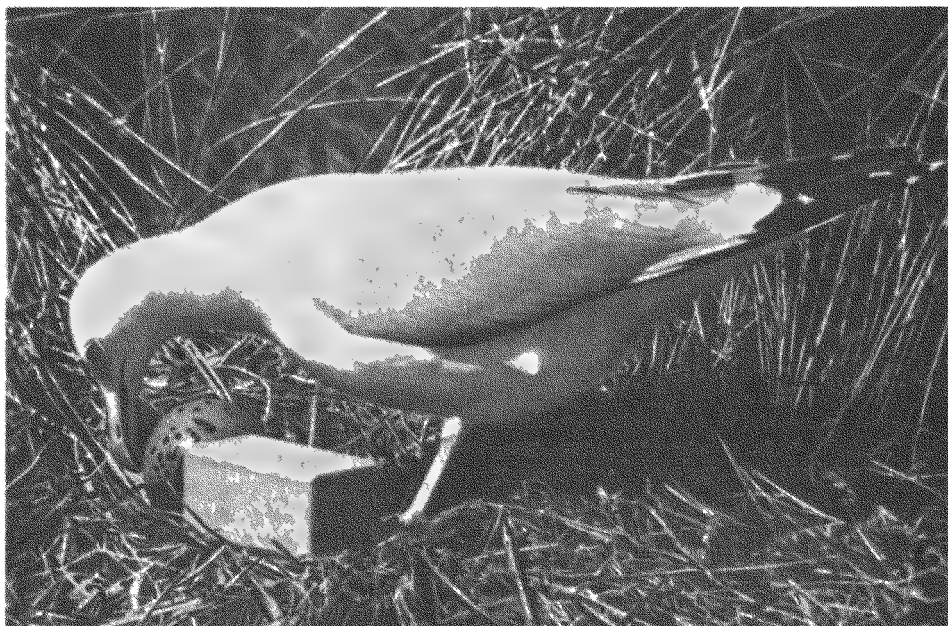


Рис. 12.23. Серебристая чайка, заталкивающая яйцо в гнездо. (Фотография Gerard Baerends.)

делялась по площади его максимальной проекции (то есть по максимальной тени, получаемой при вращении яйца в параллельном пучке света). Все использованные в этих опытах подделки были измерены и их размеры выражены в условных единицах от 4 до 16. Величина настоящего яйца составляла около 8.

Когда на край гнезда клали два одинаковых поддельных яйца, чайка обычно проявляла заметное предпочтение в зависимости от их положения: она заталкивала в гнездо левое яйцо раньше правого, или наоборот. Чтобы учесть влияние на результат опыта такой склонности к определенному положению, был проведен ряд тестов, в которых положение яиц количественно увязывалось с их величиной (Baerends, Kruijt, 1973) (рис. 12.24). Если птица предпочтительно реагировала на яйцо, лежащее справа от нее, когда оба яйца были одинаковой величины, экспериментатор клал слева более крупное, создавая у птицы равную мотивацию реагировать на любое из них. Таким способом предпочтению по положению придается значение r , которое равно отношению размеров поддельных яиц на краю гнезда.

Когда для данной птицы r установлено, можно ввести в опыт поддельное яйцо, которое отличается от настоящего формой или окраской. Рис. 12.24 показывает, что такой количественный подход может дать точные значения r для любого поддельного яйца.

На рис. 12.25 приведены результаты множества подобных опытов. Четыре типа поддельных яиц — с зелеными крапинками, зеленые, коричневые и цилиндрические с коричневыми крапинками — сравнивают с рядом поддельных яиц стандартной величины с такими же коричневыми крапинками, как у настоящих яиц. Чайки явно предпочитают зеленую фоновую окраску нормальному коричневому фону. Они также предпочитают яйца в крапинку яйцам без крапинок. Но важнее тот факт, что различия между яйцами разной величины остаются такими же при изменении других признаков, например окраски. Это значит, что каждое свойство имеет свое специфическое значение, независимое от других свойств; иными словами, такие свойства, как размеры, форма и окраска яиц, аддитивны по своему воздействию на поведение животного. Такое

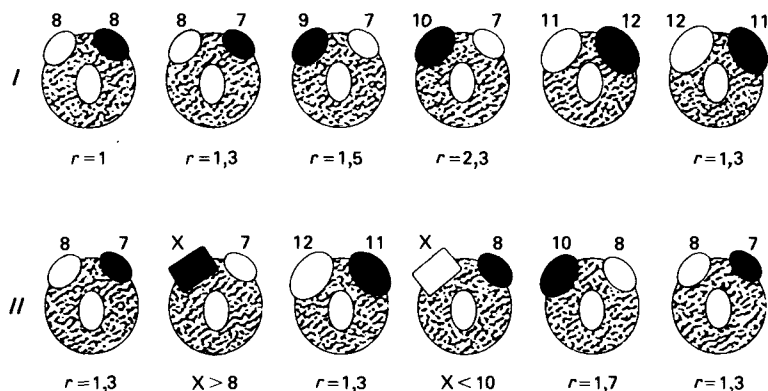


Рис. 12.24. Количественный метод оценки поддельного яйца. Кружком обозначено гнездо с одним яйцом внутри него и двумя поддельными яйцами на краю. Числа 7, 8, 9, 10, 11, 12 выражают величину поддельных яиц, r отношение величин поддельных яиц на краю гнезда. X — модель, подлежащая измерению. Поддельное яйцо, выбранное для каждой пробы, обозначено черным цветом.

I. Количественная оценка предпочтения чайкой положения яйца. Первый рисунок (слева) показывает, что предпочтение оказано правому яйцу. Следующий (справа) рисунок показывает, что это предпочтение сохраняется, когда с правой стороны положено яйцо меньших размеров. Последовательный ряд проб показывает, что предпочтение положения можно выразить величинами между $r = 1,3$ и $r = 1,5$.

II. Количественная оценка модели X. Контрольные тесты показывают, что предпочтение положения остается неизменным. Экспериментальные тесты показывают, что значение X лежит между размерами 8 и 9. (По Baerends, Kruijt, 1973.)

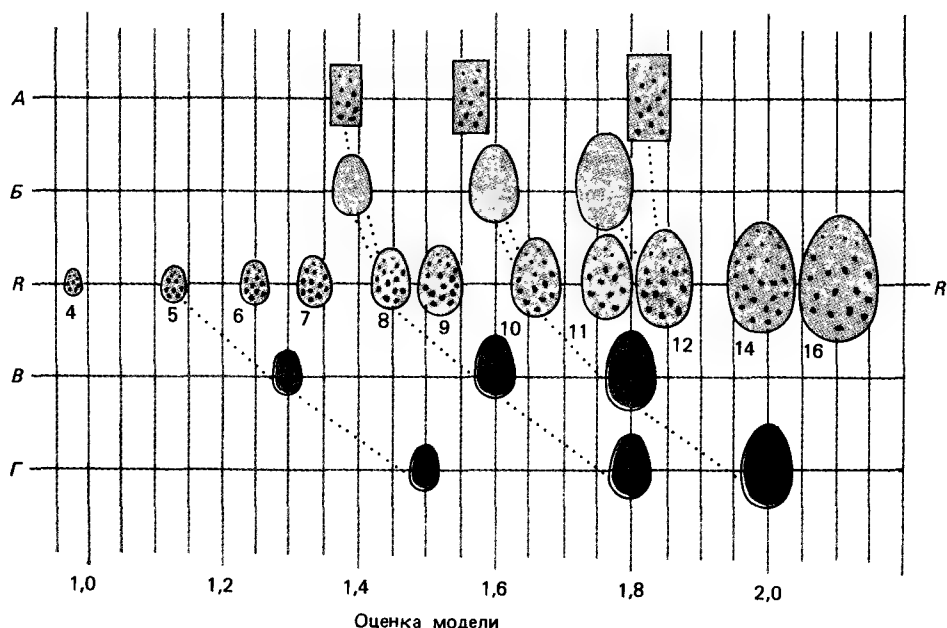


Рис. 12.25. Результаты количественной оценки (см. рис. 24). Средние значения для разных поддельных яиц даны по отношению к ряду стандартных размеров R. Поддельные яйца: A — коричневые с крапинками, в форме кирпичиков; B — коричневые без крапинок, яйцевидные; V — зеленые без крапинок, яйцевидные; Г — зеленые с крапинками, яйцевидные. Числа от 4 до 16 — величина яйца. Равные расстояния между точками на этой шкале указывают на равные значения r . (По Baerends, Kruijt, 1973.)

предположение высказывалось давно (Seitz, 1940) и получило название закона *разнородной суммы*, который гласит, что независимые и разнородные признаки стимульной ситуации аддитивны по своему влиянию на поведение.

К такому же общему выводу привело исследование Хейлигенберга (Heiligenberg) с сотрудниками по стимулам, вызывающим агрессивную реакцию у цихловых рыб. Он и его сотрудник Леонг (Leong, 1969) изучали количественный эффект сигнальных раздражителей на готовность к нападению вида *Haplochromis burtoni*. Взрослого самца помещали в аквариум с большим числом молоди. Самец может нападать на молодых рыбок, но они без труда спасаются от него, и драк не происходит. В начале каждой пробы за стеклом помещают куклу взрослого самца-соперника. Перед его предъявлением в течение 15 мин регистрируют число нападений настоящего самца на молодь. Во время предъявления, обычно в течение 30 с, самец в аквариуме спокойно смотрит на куклу. После ее предъявления нападения самца на молодь регистрируются в течение 30 мин. Частота нападений заметно растет сразу после предъявления куклы, а затем возвращается к исходному уровню. Прирост частоты нападений используется как показатель воздействия рыбы-куклы на агрессивность взрослого самца.

Частота нападений значительно колеблется, вероятно отражая внутреннее состояние самца: поэтому для сравнения наблюдаемой частоты с ожидавшейся на основании предшествующего периода наблюдения нужно применять статистические методы. Используя такой подход Леонг (1969) обнаружил, что разные элементы окраски самцов с территориальным поведением, перенесенные на куклы, были аддитивны по их действию на частоту нападений (рис. 12.26). Подобным же образом В. Хейлигенберг и др. (1972) продемонстрировали, что разные угловые ориентации черной глазной полоски самца *Haplochromis burtoni* оказывают аналогичный аддитивный эффект и что определенную роль играет также ориентация всего туловища (рис. 12.27).

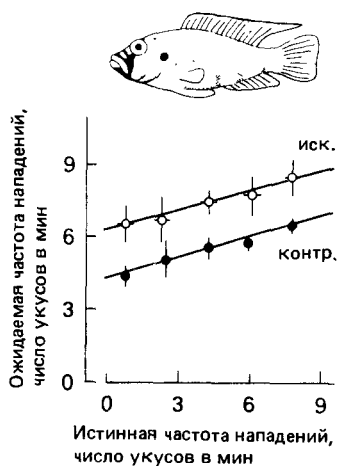


Рис. 12.26. Ожидаемая частота нападений самцов цихловых рыб в зависимости от предшествующей частоты. Эти данные показывают, что по сравнению с контрольной (контр.) ситуацией предъявление искусственной рыбы-соперника (иск.) оказывает аддитивное действие на частоту нападений. (По Leong, 1969.)

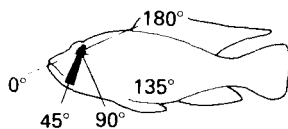


Рис. 12.27. Искусственная цихловая рыба-самец с черной «глазной полоской» из фольги, которую можно вращать вокруг центра глаза. (По Heiligenberg et al., 1972.)

Эти опыты показывают, что элементы окраски самца могут аддитивно повысить или понизить агрессивность самца-соперника по закону разнородной суммы. Однако Хейлигенберг (1976) считает, что положение тела оказывает на частоту нападений мультипликативное действие. Кроме того, Курио (Curio, 1975), изучая поведение мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в присутствии хищников, тоже получил некоторые свидетельства мультипликативных отношений между стимуляционными признаками моделей двух естественных хищников этого вида — обыкновенного жулана (*Lanius collurio*) и воробьиного сыча (*Glancidium passerinum*). Представляется таким образом, что закон разнородной суммы не универсален.

Если сумма стимулов действует в сравнительно узком диапазоне признаков, аддитивные компоненты можно объединить в единый показатель, называемый *сигнальной силой* (McFarland, Houston, 1981). Так, все аддитивные сигналы, влияющие на узнавание яйца, можно, как показано на рис. 12.28, объединить в единую сигнальную силу опознавательных признаков и представить в одном измерении (рис. 12.29). Другие независимые признаки в ситуации заталкивания яйца в гнездо, например расстояние яйца от гнезда, должны быть представлены в ином измерении. Предположим, что мы теперь измеряем стремление чайки к заталкиванию яиц в гнездо с учетом одновременно стимульных свойств самого яйца и расстояния от гнезда. Мы обнаружили, что некоторые комбинации этих двух факторов вызывают одинаковое стремление к заталкиванию яйца. Линия, соединяющая все точки, соответствующие определенной мотивационной тенденции, называется *мотивационной изоклиной* (см. гл. 15.6).

При мультипликативной комбинации независимых факторов, как это происходит в только что рассмотренном примере (рис. 12.29), мотивационная изоклина имеет гиперболическую форму. Доказательства мультипликативных отношений получены главным образом в ситуациях, где различные свойства стимульной ситуации определяют единый ответ (McFarland, Houston 1981). Так, на примере цихловой рыбы *Haplochromis burtoni* мы можем видеть, что цветные пятна соперника аддитивно возбуждают агрессивность у другой рыбы, как установил Хейлигенберг. Их сочетание указывает на потенциальную угрозу со стороны соперника. Поза другой рыбы служит отдельным фактором, поскольку она означает агрессивные намерения соперника. Часто перед самым нападением рыба располагается головой вниз. Таким образом, из работы Хейлигенберга (Heiligenberg, 1976) можно сделать вывод, что существует мультипликативная связь между стимулами, означающими потенциальную и непосредственную агрессивность соперника.

При объяснении реакций животного на сложные стимулы главная трудность со-

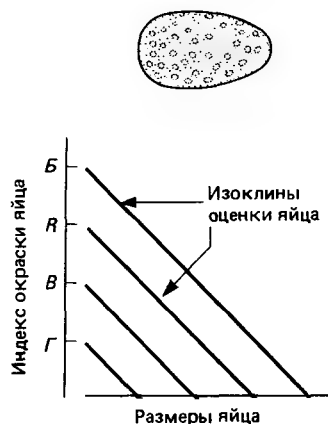


Рис. 12.28. Пространство признаков для оценки яйца. Параллельные изоклины показывают, что окраска и размеры яйца аддитивны по своему действию и могли бы быть представлены одним индексом оценки яйца.

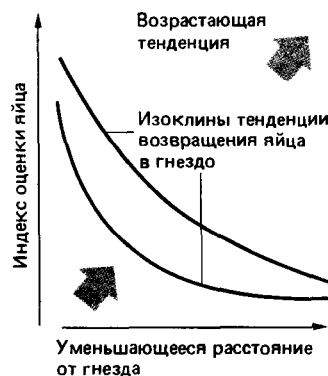


Рис. 12.29. Пространство признаков для возвращения яйца в гнездо. Гиперболическая форма изоклин показывает, что индекс оценки яйца мультипликативно сочетается с расстоянием яйца от гнезда.

стоит в том, чтобы истолковать их на основе восприятия стимулов самим животным, а не экспериментатором. Проблема в том, что экспериментатор вынужден пользоваться произвольной шкалой измерения, не зная, соответствует ли она субъективной оценке, производимой животным. Некоторые способы преодоления этой трудности предложены Хаустоном и Мак-Фарлендом (Houston, McFarland, 1976; McFarland, Houston, 1981).

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Сенсорные процессы можно разделить на разные модальности, каждой из которых соответствует особый орган чувств. Однако воспринимаемое ощущение зависит от того, какая часть нервной системы активируется, а не от типа стимулируемого органа чувств (закон специфических нервных энергий Мюллера).
2. Как хеморецепция, так и терморецепция дают информацию о внутреннем состоянии организма, а также об изменениях в окружающей среде.
Слух – это форма механорецепции, предназначенная для улавливания колебаний в воздухе и в воде. Он может быть основан на простом механизме с участием всего нескольких нейронов (например, в случае имеющих специальное назначение тимпанальных органов бабочек) или представлять собой сложный механизм (например, высокоразвитый слух человека).
3. Зрение включает процессы от простого различения света и темноты до формирования и разрешения образов. Оно широко распространено в животном мире, но отдельные виды чрезвычайно различаются по типу глаз и способности видеть.
4. Сенсорные оценки, проводимые человеком, связаны не просто с минимальной различимой разницей между стимулами, но зависят от способности выделять сигнал из шума.
5. Фильтрация стимулов, процесс классификации информации, действующей на животное, происходит на многих уровнях. Он может осуществляться на периферии и зависеть от устройства органов чувств или же в центре, принимая форму избирательного внимания.
6. Сложные стимулы оцениваются животными по-разному в зависимости от их внутреннего состояния. В одних случаях определенные реакции вызываются специфическими сигнальными раздражителями, в других важную роль играет суммация разнородных факторов (закон разнородной суммации).

Рекомендуемая литература

Ewert J. P. (1980) Neuroethology, Springer-Verlag, Heidelberg.

13. Экологическая обусловленность чувств животных

Рассматривая животный мир как целое, можно проследить основные направления эволюции сенсорных механизмов. Но эволюция происходит в результате естественного отбора, а естественный отбор — форма приспособления к данным условиям среды. Поэтому не следует удивляться тому, что многие различия между животными объясняются не столько их эволюционной историей, сколько экологическими условиями.

Сенсорные модальности наилучшим образом приспособлены к определенным местообитаниям, а отдельные модальности могут видоизменяться в соответствии с образом жизни животного. Это относится не только к связи между животным и окружающей его физической средой, но также и к его общению с другими животными. Эффективность такого общения зависит от соотношения между используемой модальностью и средой, через которую передается информация.

Зрительная модальность, определяя направленность света, позволяет точнее локализовать стимул и опознать конфигурацию пространства, чем любая другая модальность. Не случайно у хищников, например у осьминога, ястреба и кошки, зрительный аппарат развит сильнее, чем у других моллюсков, птиц и млекопитающих соответственно. Зрение позволяет также пользоваться сравнительно долговременными средствами коммуникации в том смысле, что животные могут особым образом изменять поверхность объектов или конструировать артефакты, надолго сохраняющие информацию. Главный недостаток зрения состоит в том, что оно работает хорошо только в определенных условиях. Зрительные сигналы в отличие

от звуковых и обонятельных не могут обходить препятствия. В темноте или в сумерках зрение ограничено, хотя многие животные обладают специальными адаптациями, которые позволяют им до некоторой степени преодолевать этот недостаток.

У звука два особых свойства, делающих его важным орудием коммуникации. Во-первых, в звуковых сигналах можно производить быстрые временные изменения. Эта изменчивость позволяет быстро обмениваться информацией, что может быть важно для высокоподвижных видов животных. Кроме того, звуковые сигналы можно произвольно включать и выключать. Так, например, домовый сверчок (*Acheta domestica*) зрительно хорошо замаскирован. Самец объявляет о своем присутствии продолжительным стрекотанием. Когда он чувствует опасность, он просто перестает стрекотать и замирает, из-за чего хищнику трудно его обнаружить. Второе важное свойство звука состоит в том, что его интенсивность может быть повышена над фоновым уровнем окружающей среды. А со зрительными сигналами это могут сделать лишь несколько видов, которые сами излучают свет. Громкая вокализация птиц и обезьян в тропическом лесу служит примером той пользы, которую приносит звук в преодолении препятствий и шумового фона.

Обоняние обладает некоторыми преимуществами и зрения, и слуха. Запахи могут служить долговременным сигналом и широко используются в этой функции наземными насекомыми и другими животными. Подобно звуковым сигналам, химические сообщения обходят препятствия, и интенсивность их можно поднять

выше фонового уровня. Чувствительность обонятельных рецепторов, которая уже обсуждалась в случае бомбиколо феромона тутового шелкопряда (гл. 12), делает химические сигналы особенно пригодными для общения на очень больших расстояниях. Относительная стойкость таких сигналов иногда может быть недостатком, и беспечное оставление видами жертвами химических следов используют многие хищники. Все три модальности имеют свои достоинства и свои недостатки, и многие животные используют каждую из них, смотря по обстоятельствам. Существует также много других, более специализированных видов чувствительности, о которых пойдет речь дальше в этой главе.

13.1. Зрительные приспособления к неблагоприятным условиям среды

Как было показано в гл. 12, животное, глаза которого приспособлены к яркому свету, будет обладать хорошей остротой зрения, восприятием цвета и движения. Такие типично дневные глаза относительно нечувствительны к низким уровням освещенности. Животные, адаптированные к сумеречному освещению, обладают более высокой чувствительностью, но в ущерб цветовому и детальному предметному зрению.

Видеть при слабом освещении нужно животным, ведущим ночной образ жизни, обитающим глубоко в воде и в пещерах. Эти условия не совсем сравнимы, потому что спектр приходящего света смещен в воде. Нет данных о том, что ночные животные обладают повышенной чувствительностью к длинным волнам (Lythgoe, 1979). Однако некоторые из них владеют приспособлениями, повышающими чувствительность к свету. Глаза с широким зрачком и большим хрусталиком улавливают больше света, чем маленькие глаза. Глазами первого типа обладают, например, опоссум, домовая мышь и рысь (рис. 13.1). У других ночных животных, например сов и галаго, череп сужен с боков, что привело к цилиндрическому

удлинению глаза. Цилиндрические глаза встречаются также у некоторых глубоководных рыб (рис. 13.1). Глаз несясьти несколько чувствительнее человеческого (Martin, 1977), но этого недостаточно для успешной ночной охоты. Как мы увидим, совы полагаются также на другие органы чувств. Многие глубоководные животные специально адаптированы к господствующим условиям освещения. Максимумы поглощения у зрительных пигментов глубоководных рыб совпадают с длиной волны, максимально пропускаемой водой (Denton, Warren, 1957; Munz, 1958). У глубоко ныряющего кита северного плавуна (*Berardius bairdi*) зрительные пигменты сильнее всего поглощают более короткие волны, чем у неглубоко ныряющего серого кита (*Eschrichtius gibbosus*). Точно так же глаза глубоководных морских ракообразных содержат зрительные пигменты с максимумами поглощения в более коротковолновой области, чем у мелководных ракообразных (Goldsmith, 1972).

В дополнение к свойствам зрительных пигментов сумеречное зрение усиливают также другие специальные приспособления. Как правило, у ночных животных палочек больше, чем колбочек, а у некоторых из них, например у кошачьей акулы (*Scyliorhinus*) и галаго (*Galago*), мало или совсем нет колбочек. С одной биполярной клеткой может быть соединено много палочек, что повышает чувствительность к свету за счет остроты зрения (см. гл. 12). У многих ночных позвоночных близ фоторецепторов расположены отражающие свет образования (так называемый тапетум), благодаря которым глаза «светятся», когда на них падает луч света. Свет, который проходит через фоторецептор не поглотившись, отражается обратно, что повышает вероятность поглощения. У некоторых рыб тапетум может быть покрыт мигрирующими пигментными зернами. Например, у обыкновенной колючей акулы (*Squalus acanthias*) адаптированный к темному тапетум отражает 88% падающего света, а после световой адаптации, когда отражение от тапетума заэкранировано, отражается только 2,5% падающего света (Nicol, 1965). Как мы видим, животные, обитающие при очень слабом свете, при-

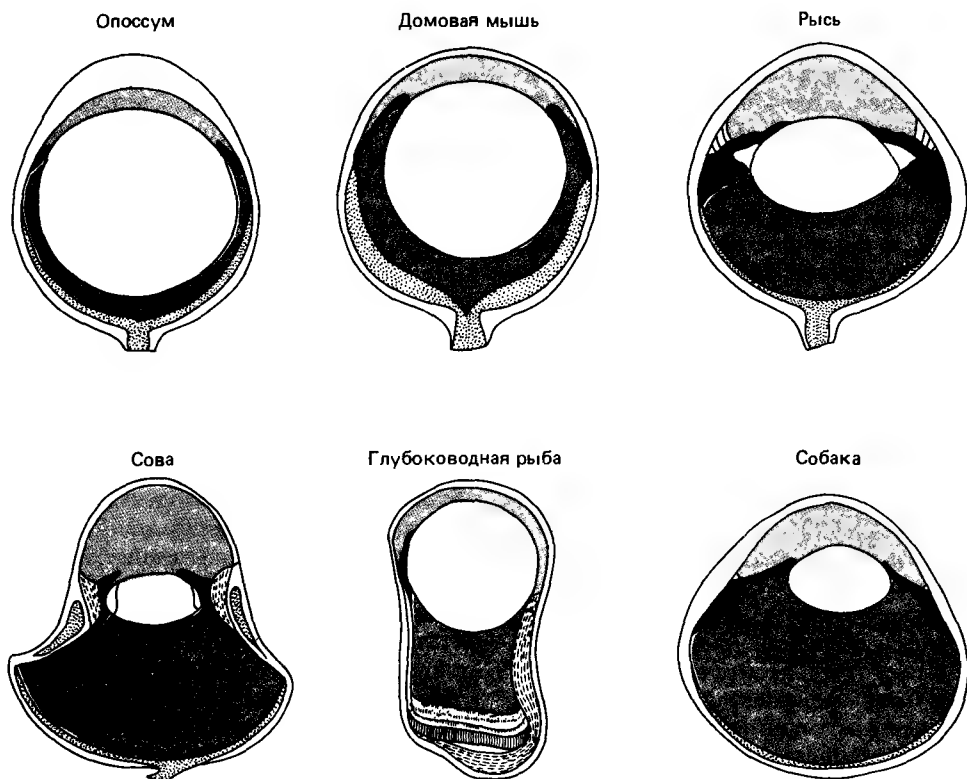


Рис. 13.1. Сравнение глаз ночных животных и собаки, обладающей дневным и ночным зрением. (По Tansley, 1965.)

способлены к нему по-разному. Некоторые из них живут в мутной среде, где зрительный контраст ослаблен из-за рассеяния света взвешенными частицами. В таких условиях возможности улучшения зрительного восприятия весьма ограничены (Lythgoe, 1979).

Существует грань, за которой условия для зрения так тяжелы, что от глаз как от главного органа чувств приходится отказываться. У большинства животных, обитающих в пещерах, в глубине моря или же в мутной воде, глаза рудиментарные вследствие их регрессии. Например, пещерные земноводные (*Typhlotriton* и *Proteus*) обладают глазами на личиночной стадии, но лишены их во взрослом состоянии. Если этих животных воспитывать на свету, то у взрослых особей развиваются нормальные глаза (Lythgoe, 1979). У молоди слепой пещерной рыбы (*Astyanax mexicanus*) имеются глаза, но у взрослых животных

они дегенерируют. Садоглу (Sadoglu, 1975) производил генетические скрещивания этих рыб с живущим близ поверхности видом *Astyanax* с нормальным зрением. В этих исследованиях было обнаружено, что дегенеративное состояние глаз у пещерного вида определяется генами. Ошибные рыбы (*Ophidiidae*) обычно живут на больших глубинах, и глаза у них регрессировали. Некоторые виды (например, *Lucifuga subterranea* и *Stygicola dentatus*) вторично эволюционировали для жизни в пещерах.

Среди млекопитающих кроты и летучие мыши являются самыми известными примерами дегенерации зрения. Очень маленькие глазки кротов у некоторых видов покрыты кожей. У плотоядных рукокрылых (*Megachiroptera*) зрение развито хорошо, но у ночных летучих мышей (*Microchiroptera*), особенно у тех видов, которые ловят насекомых на лету, зрение очень

слабое. Очевидно, при добывании пищи они должны полагаться на другие органы чувств.

13.2. Органы чувств, заменяющие зрение

Животные с очень слабым зрением, живущие при сумеречном свете, должны рассчитывать на другие органы чувств. Так, у придонных кошачьих сомов и ошибневых имеются разные сенсорные усики, которыми они ощупывают субстрат. Эти усики снабжены многочисленными осязательными рецепторами и хеморецепторами. Однако такие органы чувств не могут заменить зрение как источник информации о величине и положении предметов в окружающей среде. Рыбы с нейромастами и органами боковой линии, чувствительными к вибрации, могут обнаруживать движущиеся предметы и получать некоторую информацию о неподвижных предметах по отраженным от них движениям воды (Schwartz, 1974; Pitcher et al., 1976). Но наилучшей заменой зрения животным служат электромагнитная чувствительность и особые слуховые приспособления.

Многие низшие животные способны ориентироваться в искусственных электрических полях, но мало что известно о сенсорной основе такого поведения. Некоторые виды рыб используют электрическую чувствительность при обычной ориентации и коммуникации, и ученым известно многое об их электросенсорных системах. Чувствительность к магнитным полям тоже обнаружена у ряда животных. Так, некоторые бактерии ориентируются к северному магнитному полюсу и реагируют на магнит в лабораторных условиях (Blakemore, 1975). С помощью электронного микроскопа у таких бактерий были обнаружены цепочечные структуры, содержащие кристаллы магнетита, которые также найдены в брюшке медоносных пчел и в сетчатке голубей. В Северном полушарии бактерии следуют наклонению магнитного поля Земли, и оно направляет их вниз, в анаэробный ил, их естественную среду обитания. В Южном полушарии у бактерий обратная полярность. Магнитоориентированное поведе-

ние изучалось также у пчел и голубей, а некоторые исследователи считают, что к магнитным полям чувствителен и человек (Baker, 1981).

Рыбы используют электричество тремя разными способами. 1) Так называемые «сильноэлектрические» рыбы, такие, как электрический скат (*Torpedo*) и электрический угорь (*Electrophorus electricus*), производят электрические разряды, способные оглушить жертву, но лишены электрической чувствительности. 2) Электрочувствительные рыбы, например *Scyliorhinus* и некоторые другие акулы, не производят электричества. Однако кошачьи акулы способны обнаружить даже зарывшуюся в песок добычу по локальному искажению электрического поля Земли. Для этого служат особые органы чувств так называемые ампулы Лоренцини, широко распространенные по всей поверхности тела, особенно вблизи головы. 3) Так называемые «слабоэлектрические» рыбы (*Gymnotidae* и *Mormyridae*) генерируют свои электрические поля и чувствительны к электрическим изменениям среды. Обычно это ночные рыбы, обитающие в мутной воде, где зрение неприменимо. У них два типа электрочувствительных рецепторов: *ампульные*, которые отвечают на медленно изменяющиеся электрические поля, и *клубневые*, реагирующие только на быстрые их изменения. У некоторых видов один тип рецепторов, у других - оба типа. Эти рыбы генерируют слабые электрические поля посредством электрических органов, которые представляют собой видоизмененные мышцы или аксоны. Электрические разряды, как правило, испускаются с частотой до 300 импульсов в секунду. Некоторые рыбы способны менять частоту импульса, что используется для коммуникации с другими рыбами или как часть заглушающей реакции избегания, которая снижает действие полей, генерируемых другими особями вида. Иными словами, когда одна рыба испытывает электрическое воздействие другой, она может изменить частоту своих импульсов, чтобы снизить это вмешательство. Электрорецепторы служат также для локализации предметов в окружающей воде по искажениям, которые эти

предметы вызывают в электрическом поле. Некоторые рыбы, например *Gymnarchus*, отличают хорошие проводники от плохих, например металлический стержень от пластикового (рис. 13.2). Более подробное описание механизмов электрорецепции у слабозлектрических рыб можно найти у Эверта (Ewert, 1980).

Слух заменяет зрение многим видам, и у некоторых из них образовались весьма интересные и специализированные добавления к нормальному слуху. Все эти адаптации способствуют точной локализации источника звука. Сравнение сигналов, приходящих в оба уха, служит главным способом локализации этого источника у позвоночных. Человек с одним ухом может, поворачивая голову, искать направление максимальной силы сигнала, потому что голова создает определенную звуковую тень. Два уха делают возможным одновременное сравнение, что позволяет локализовать источник гораздо быстрее и точнее. Если уши достаточно далеко отстоят друг от друга, то создается разница во времени прихода, в фазе звуковых волн, имеющих определенное направление, и их интенсивности. Таким образом, мелкие животные сравнивают только интенсивность звуков, а люди пользуются и монураульными, и бинаураульными способами, и долгое время считалось, что они являются видом с наилучшей способностью к обнаружению источника звука. Но благодаря работе Пойна (Raune, 1962), одной из первых по этому вопросу, мы знаем теперь, что по слуховым способностям сова сипуха (*Tyto alba*) далеко превосходит человека.

Сипуха охотится ночью. Она может локализовать и поймать свободно движущуюся мышь в полной темноте. Она даже способна определить направление движения животного и благодаря этому располагает свои когти вдоль длинной оси его тела. Сипуха особенно чувствительна к разнице во времени прихода звука в оба уха. Это позволяет ей определять азимут (направление в горизонтальной плоскости) его распространения. Различия в интенсивности звука также дают сведения о расстоянии до его источника по этому азимуту. В данном отношении сипуха до-

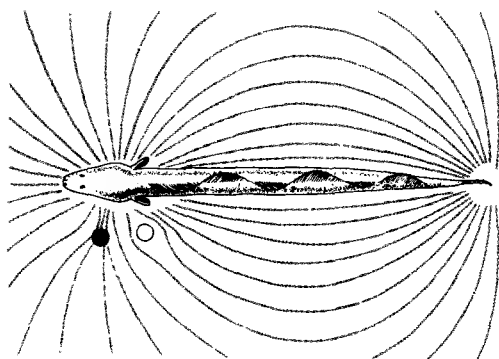


Рис. 13.2. Электрическое поле *Gymnarchus*. Справа от животного оно не искажено; слева искажено хорошим проводником (черный кружок) и плохим проводником (белый кружок). Животное может обнаружить эти два объекта, почувствовав их воздействие на электрическое поле.

стигает примерно такой же точности, как человек, но примерно втрое точнее его в определении высоты, на которой находится источник звука. Такая точность достигается главным образом благодаря строению лицевой части головы и асимметрии в положении ушей (рис. 13.3). Правое ухо направлено слегка вверх, а левое слегка вниз. Правое ухо чувствительнее к высокочастотным (3–9 кГц) звукам выше средней горизонтальной плоскости головы, а левое – к высокочастотным звукам ниже горизонтальной плоскости. При движении звука вниз его высокочастотные компоненты становятся громче в левом ухе и тише в правом. При движении звука вверх происходит обратное. Это дает точную информацию о высоте нахождения источника звука. Таким образом, сипуха пользуется низкочастотными компонентами звуков для локализации их источника в горизонтальной плоскости, а высокочастотными для определения его положения по вертикали. Она не смешивает эти два типа информации, даже несмотря на то, что оба они основаны на сравнении звуков, приходящих в оба уха (Knudsen, 1981).

Самой совершенной заменой зрения является эхолокация, при которой животное испускает высокочастотные сигналы и обнаруживает предметы по возникающему

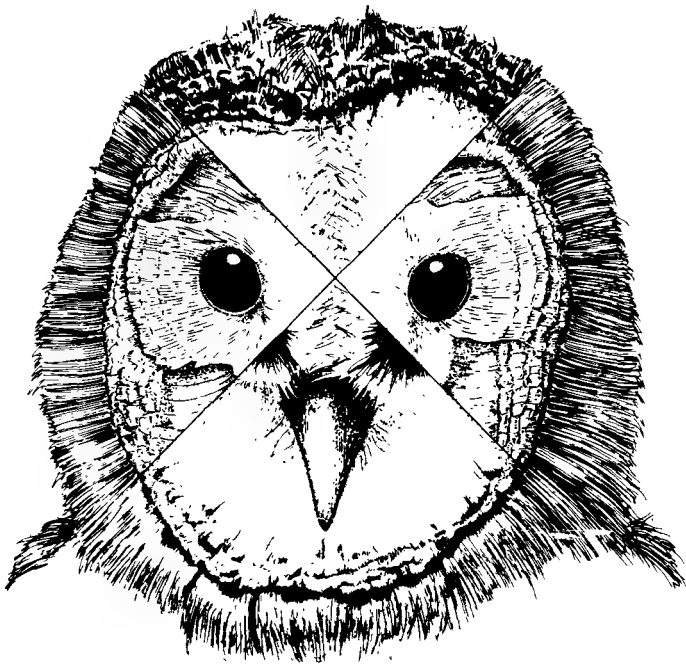


Рис. 13.3. Строение лицевой части головы совы; некоторые перья удалены, чтобы показать асимметричное расположение ушей. (По Knudsen, 1981.)

от них эху. Принцип здесь такой же, как в военных радиолокаторах. Простые формы эхолокации встречаются у землероек (*Blarina sorex*), жирных козодоев (*Steatornis caripensis*) и гималайских саланганов (*Collocalia brevirostris*), которые ночуют и гнездятся в пещерах. Более совершенными ее формами обладают дельфины (*Tursiops*) и другие морские млекопитающие, но своей вершины она достигает у летучих мышей (*Chiroptera*).

После работы Гриффина (Griffin, 1958) появилось множество исследований механизма эхолокации у рукокрылых. Теперь мы неплохо знаем физиологию их издающего и принимающего сигналы аппаратов и механизмы мозга, участвующие в эхолокации. Читатель может найти более подробное их описание у Эверта (Ewert, 1980) и Гатри (Guthrie, 1980).

В процессе эхолокации летучие мыши испускают залпы ультразвуковых, т. е. не слышных для человека, импульсов малой длительности (от 5 до 15 мс) и высокой частоты (от 20 до 120 кГц). Такие короткие импульсы позволяют точно определять время образования эха, а значит, и расстояние до образующего его предмета.

Звуки, производимые другими животными и ветром, обычно бывают низкочастотными, поэтому маловероятно, чтобы на ультразвуковые сигналы летучих мышей накладывались помехи. Лабораторные опыты показали, что искусственные звуки частотой выше 20 кГц дезориентируют полет летучих мышей. Другое преимущество высоких частот состоит в возможности точной фокусировки, что делает возможным распознавание мелких объектов. Рукокрылые производят ультразвуковые сигналы особо устроенной гортанью и выпускают их губами, как голоspinные листоносы *Pteronotus*, или из специальной формы ноздрей, как подковоносы *Rhinolophus* и представители семейства Phyllostomidae.

У летучих мышей много также специальных приспособлений, позволяющих им определять время и локализовать место возникновения эха от их ультразвуковых сигналов. У большинства рукокрылых, хватающих насекомых на лету, большие наружные уши, форма которых повышает дирекциональную чувствительность. После каждого испускаемого животным сильного сигнала эта чувствительность

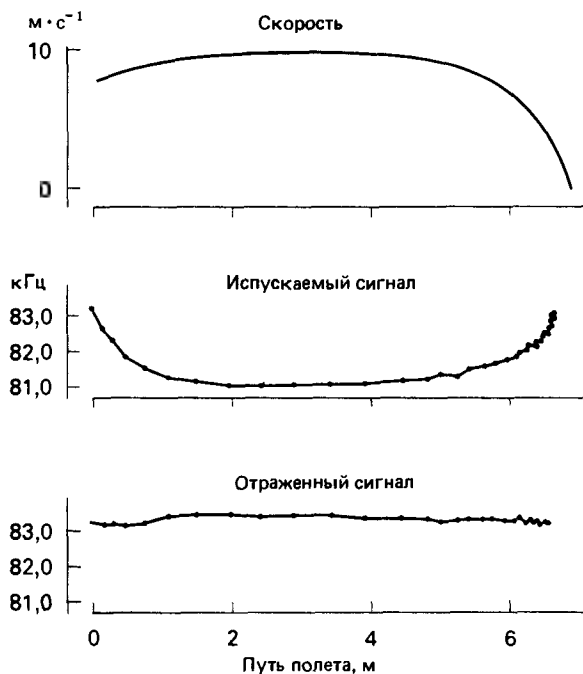


Рис. 13.4. Эхолокация подковоноса, приближающегося к неподвижному предмету. По мере приближения к нему скорость полета снижается (верхняя кривая). Летучая мышь приспособливает частоту своих сигналов (средняя кривая) так, чтобы частота отражаемого ультразвука (нижняя кривая) оставалась постоянной.

снижается специальными мышцами во внутреннем ухе. При очень коротких испускаемых импульсах, как у представителей сем. *Vespertilionidae*, конец импульса не перекрывается с началом его эха. Поскольку эхо приходит быстрее от близких объектов, импульсы постепенно укорачиваются по мере приближения объекта, и в результате такое перекрывание устраняется.

У других летучих мышей издаваемые импульсы и эхо от них перекрываются, поэтому, чтобы улучшить обнаружение эха, им нужны другие средства. Например, большой подковонос (*Phinolophus ferretquinum*) приспособливает частоту своих сигналов так, чтобы частота возвращающегося эха поддерживалась в узких пределах (рис. 13.4). Для мыши, летящей к объекту, воспринимаемая частота эха всегда выше, чем частота испускаемого ультразвука. Это объясняется *эффектом Доплера*, возникающим вследствие относительного движения животного и объек-

та: чем быстрее они движутся навстречу друг другу, тем выше воспринимаемая частота излучения. Для компенсации такого эффекта летучие мыши меняют частоту своих сигналов так, чтобы воспринимаемая частота была как можно ближе к постоянной. Таким способом мышь может оценить скорость своего полета, а также направление и относительную скорость полета жертвы.

Как замена зрения эхолокационные способности рукокрылых производят большое впечатление. Лабораторные исследования показывают, что летучая мышь с размахом крыльев в 40 см может пролететь в полной темноте сквозь сетку с ячейками 14 на 14 см из нейлоновых нитей толщиной всего 80 мкм (рис. 13.5). Летучие мыши научались также ловить мелкие частички пищи, брошенные в воздух в полной темноте, и отличать съедобные предметы от несъедобных по небольшим особенностям их формы (Simmons, 1971). Малая бурая ночница (*Myotis lucifu-*

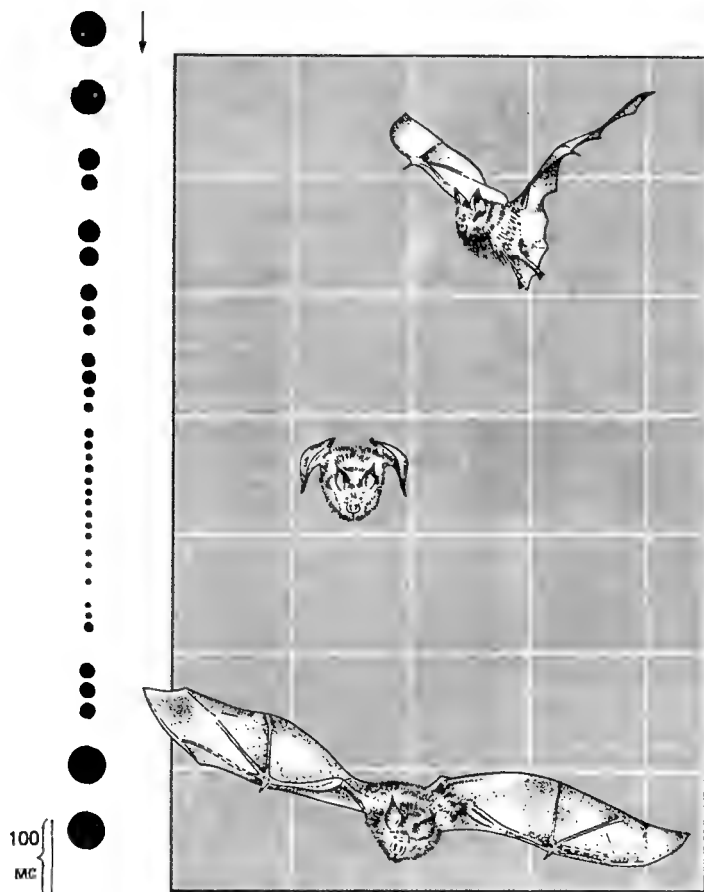


Рис. 13.5. Подковонос (*Rhinoplophus*) пролетает через сетку из нейлоновых нитей толщиной 80 мкм с ячейками 14 × 14 см. Слева длительность и частота эхолокационных сигналов.

gis) может ловить на лету очень мелких насекомых, например плодовых мушек и комаров, с «результативностью» два насекомых в секунду.

13.3. Зрительное опознание жертвы и хищника

Большинство хищников встречается с множеством разных видов, которые служат им добычей и которых необходимо отличать от других организмов. При этом чаще всего используются три признака: величина, движение и форма.

Когда хищники должны выбирать между особями-жертвами, отличающимися только размерами тела, они обычно хватают самую крупную. Эта стратегия наиболее эффективна в отношении затрат энергии. Однако по мере увеличения размера обычно наступает предел, за кото-

рым стимул больше не воспринимается как добыча. Например, когда обыкновенной жабе (*Bufo bufo*) предъявляют как «добычу» объекты разной величины, она реагирует положительно на экземпляры, размеры которых находятся в определенных пределах, но активно избегает более крупные стимулы (рис. 13.6).

Как жаба судит о величине объекта? Проще всего делать это по величине изображения на сетчатке, измеряемого градусами угла зрения. Для объекта постоянной величины угол зрения меняется с расстоянием объекта от глаза. Близкие объекты выглядят крупнее, чем удаленные. Чтобы выбрать добычу определенной величины, жабе нужно оценить абсолютную величину видимого объекта, учитывая и его размеры на сетчатке, и расстояние до него. Жабы-повитухи (*Alytes obstetricans*) в процессе развития постепен-

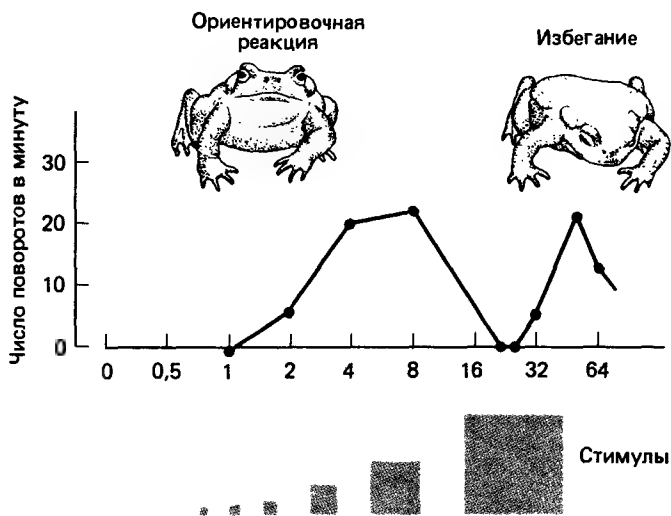


Рис. 13.6. Жабы реагируют на маленькие движущиеся квадраты, ориентируясь в их направлении, но при определенных размерах квадрата эта реакция исчезает и большие квадраты вызывают реакцию избегания. (По Ewert, 1980.)

но научаются выбирать добычу постоянного размера (Ewert, Burghagen, 1979). Сразу после метаморфоза они предпочитают искусственную приманку некоторого углового размера почти независимо от расстояния. Через шесть месяцев они ориентируются на объекты определенного абсолютного размера независимо от расстояния (рис. 13.7), т.е. за это время они как-то научаются включать суждения о расстоянии в свои оценки размеров. В некоторых случаях наблюдается склонность к более крупной добыче, но не из-за активного предпочтения, а потому, что она лучше различима. Так, радужные форели (*Salmo gairdneri*) чаще ловят крупных ракообразных, чем мелких, потому что крупные видны на большем расстоянии (Ware, 1972).

Для того чтобы узнать добычу, некоторым видам, например лягушкам и жабам, нужно, чтобы она двигалась. Обыкновенная каракатица (*Sepia officinalis*) в норме нападает только на движущихся креветок. Но если у каракатицы отнять только что пойманную и парализованную ею креветку, то это головноное немедленно снова нападет на нее даже на неподвижную (Messenger, 1968). Некоторые хищники предпочитают добычу, которая движется беспорядочно. Так, личинки стрекоз предпочитают животных, совершающих зигзагообразные движения (Etienne, 1969), а солнечная рыба (*Lepomis gibbosus*) скорее

нападет на искусственную рыбку, если та извивается, чем на плавно движущийся объект (Gandolfi et al., 1968). Иногда имеет значение соотношение формы и движения. Так, когда жабам предъявляют темную движущуюся полосу на белом фоне, они сразу же нападают на нее, когда полоса перемещается вдоль своей оси подобно червяку (рис. 13.8).

Узнавание добычи по форме — настолько сложное дело, что тут трудно сформулировать какие-нибудь общие правила. В ряде поведенческих работ Робинсон (Robinson, 1970) давал в неволе насекомых тамаминам (*Saguinus geoffroyi*) — в основном насекомоядным обезьянам Нового Света. В некоторых опытах им предъявляли богомолов — нормального, без головы, с двумя головами и т.д. Результаты показывают, что для узнавания добычи этим обезьянам важно было опознать голову. В опытах с палочниками в качестве приманки тамины склонны были пренебрегать насекомыми без ног, но быстро хватали экземпляры с хорошо заметными ногами или маленькие палочки с прикрепленными к ним ножками насекомых. Таким образом, для опознания добычи таминам важны головы и конечности насекомых. Чтобы спастись от хищника, насекомые-жертвы выработали разнообразные защитные приспособления, скрывающие конечности и искажающие очертания тела. В опытах с абстрактными

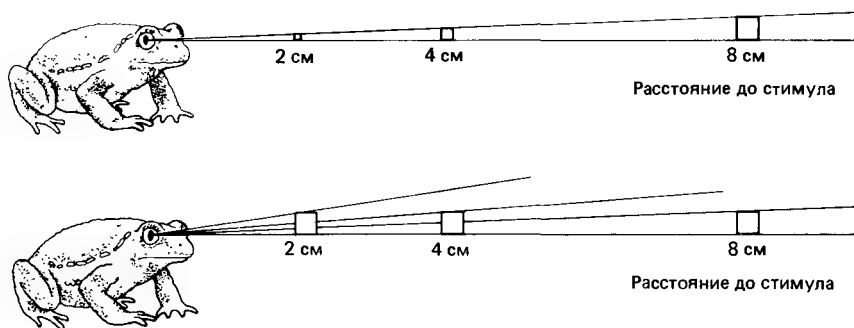


Рис. 13.7. Молодые жабы (*вверху*) оценивают размеры по углу зрения, а взрослые жабы (*внизу*) могут судить о размерах независимо от угла зрения. (По Ewert, 1980.)

двумерными фигурами Робинсон обнаружил, что двусторонняя симметрия, вероятно, служит одним из признаков добычи, на который обычно ориентированы хищники.

Те же принципы применимы и к узнаванию жертвами хищников. Так, например, силуэт ястреба, движимый над утятами или гусятами, вызывает реакцию страха, когда движется только в определенном направлении (рис. 13.9). Это объясняется тем, что короткая шея и длинный хвост характерны для ястреба, а длинная шея и короткий хвост - признаки летящего гуся (Tinbergen, 1951). Жабы избегают фигур, похожих на змею с поднятой головой (рис. 13.10). Пиявка, движущаяся толчками, воспринимается как добыча, если ее передняя присоска находится на почве, но если эта присоска поднята в воздух, жаба принимает пиявку за врага (Ewert, 1980).

Как мы видим, поведенческие исследования (см. обзор Ewert, 1980) показывают, что жабы хватают мелкие продолговатые объекты, расположенные горизонтально, но не реагируют на такие же объекты в вертикальном положении (рис. 13.8). Жаба обычно питается насекомыми, личинками, червяками и т.п. Ее хищническое поведение состоит из ориентации головы и туловища, зрительной фиксации добычи, захватывания ее в результате вытягивания шеи и языка, глотания и вытирания морды передними лапами (рис. 13.11). Чтобы вызвать хищническое поведение, нужен мелкий движущийся объект. На крупные движущиеся объекты жаба отвечает оборонительным поведением. Хотя

для изучения сенсорных процессов могут быть применены разные чисто поведенческие методы, физиологическое исследование тоже может давать ценные сведения о деятельности органов чувств и о типе информации, которую они посылают в мозг. Но для того чтобы установить, как мозг использует такую информацию, тре-

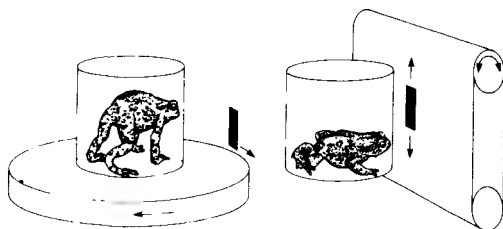


Рис. 13.8. Жабы реагируют положительно на прямоугольники, движущиеся вперед узкой стороной, и отрицательно на движущиеся вперед широкой стороной. (По Ewert, 1980.)

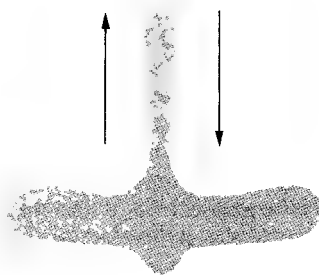


Рис. 13.9. Этот силуэт похож на ястреба, если его двигать в одном направлении, и на гуся, если его двигать в противоположном направлении.

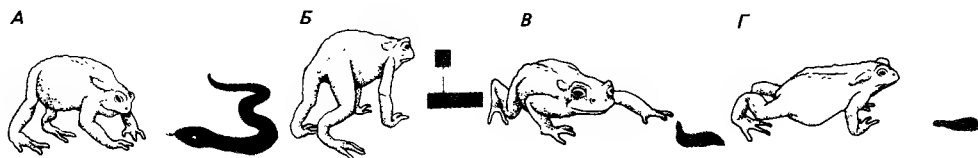


Рис. 13.10. Реакции жабы на простые модели: *А* – змея; *Б* абстрактный рисунок; *В* пиявка с поднятой головой; *Г* пиявка с опущенной головой. Первые три вызывают реакцию избегания, последняя исследуется. (По Ewert, 1980.)

буется сочетание поведенческого и физиологического подходов. Такой подход был применен Эвертом и его коллегами в обширных исследованиях по опознанию добычи и врагов жабами.

Физиологические работы показывают, что некоторое опознание добычи происходит на уровне сетчатки. Леттвин и др. (Lettvin et al., 1959) отводили электрическую активность от зрительного нерва лягушки, когда объекты двигались в поле зрения. Они обнаружили четыре типа ответов, которые, по-видимому, соответствуют четырем типам ганглиозных клеток в сетчатке. Было установлено, что эти клетки являются детекторами: 1) неподвижной границы, 2) темного выпуклого движущегося объекта, 3) изменения контраста или движения и 4) затемнения. Жаба, очевидно, обладает тремя типами ганглиозных клеток (соответствующих типам 2, 3 и 4 у лягушки), аксоны которых в составе зрительного нерва идут в зрительную покрывку головного мозга (Ewert, Nock, 1972). Информация, поступающая в мозг, включает угловой размер и скорость движения объекта, степень контраста с фоном и общий уровень освещенности. Однако, чтобы распознать добычу, жабе этой информации недостаточно.

Методом дегенерации можно проследить путь волокон зрительного нерва в разные отделы головного мозга, включая зрительную покрывку и претектальную область таламуса (рис. 13.12). Сетчатка одного глаза проецируется топографически на поверхностные слои противоположной зрительной покрывки. Эта проекция имеет вид карты, на которой каждая область поля зрения соответствует определенной области зрительной покрывки. Электрическая стимуляция покрывки у свободно движущейся жабы приводит к

ориентировочной реакции по направлению к соответствующей части поля зрения, т.е. вызывает такое поведение, как будто соответствующая часть зрительной покрывки стимулируется видом добычи. Электрическая стимуляция проекции сетчатки на таламическую претектальную области вызывает у жабы реакцию избегания.

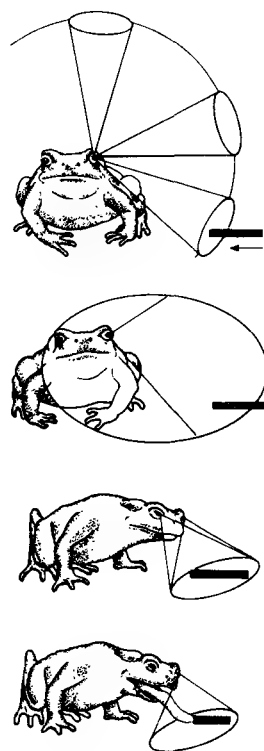


Рис. 13.11. Обнаружение и схватывание добычи жабой. *Сверху вниз*: добыча попадает в боковое поле зрения животного; жаба поворачивается к добыче, подводя ближе к ней центр поля зрения, а в результате используя бинокулярное поле; затем жаба схватывает добычу языком. (По Ewert, 1980.)

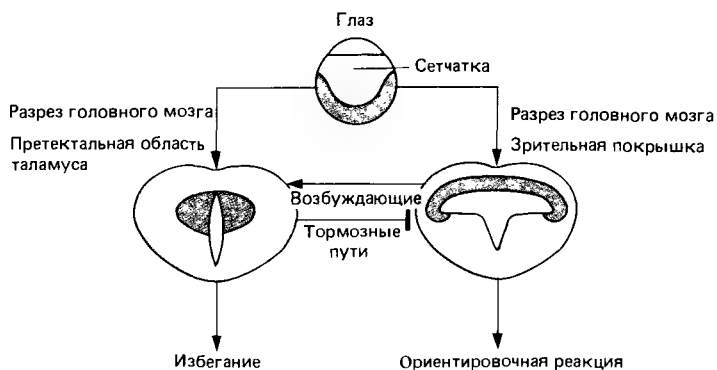


Рис. 13.12. Соотношение между частями головного мозга жабы, участвующими в регуляции избегания и в ориентировочной реакции на зрительно обнаруживаемые объекты. (По Ewert, 1980.)

Хирургическое разрушение части головного мозга (претектальной области таламуса) приводит к тому, что животные начинают хватать любой движущийся предмет. Разрушение зрительной покрывки уничтожает всякую реакцию на движущиеся стимулы, в том числе и поведение избегания. Эти данные побудили Эверта (Ewert, 1980) постулировать, что проекция сетчатки на претектальную область таламуса вызывает поведение избегания, но что для этого также требуется некоторый приток возбуждения от зрительной покрывки. Проекция сетчатки на зрительную покрывку служит основой реакции схватывания всех движущихся объектов, но реакция на крупные или

похожие на врага объекты тормозится претектальной областью таламуса и схватываются только мелкие объекты.

Гипотеза Эверта подтверждается физиологическими работами по изучению электрической активности нейронов в зрительной покрывке и претектальной области таламуса в ответ на стимуляцию сетчатки и других связанных с этой функцией частей головного мозга (Ewert, 1980). Это исследование представляет большой интерес не только как демонстрация соответствующего участия сетчатки и мозга в фильтрации стимула, но так же как прекрасный пример того, чего можно достичь разумным сочетанием поведенческих и физиологических методов.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Животные, обитающие при слабом освещении, часто обладают специальными зрительными приспособлениями - глазами цилиндрической формы, тапетумом и зрительными пигментами, предназначенными для повышения чувствительности в этих условиях.
2. У животных, которые живут или активны в темноте, не позволяющей видеть окружающие предметы, глаза могут дегенерировать и зрение заменяют другие сенсорные системы. К ним относятся эхолокационная система летучих мышей, система слуховой локализации у сов и электрическая чувствительность у некоторых рыб.
3. Зрительное опознание добычи и хищников часто включает в себя обнаружение ключевых раздражителей, что позволяет животному быстро принимать решение и быстро реагировать.

Рекомендуемая литература

- Gould J. L. (1980) The case for magnetic-field sensitivity in birds and bees (such as it is). *American Scientist*, **68**, 256-267.
 Lythgoe J. N. (1979) *The Ecology of Vision*, Clarendon, Oxford.

II.2. Животное и среда

В этом разделе будут рассмотрены механизмы, используемые животными для регуляции их отношений со средой. Гл. 14 начинается с анализа координации и ориентации тела и переходит от вопросов простой ориентации к навигации. Гл. 15 рассматривает внутреннюю среду животного. Понятие гомеостаза разбирается в связи с терморегуляцией, питанием и питьем. В гл. 16 показано, как животное может приспособить свою физиологию и поведение к изменениям среды. Достаточно подробно обсуждается роль биологических часов с точки зрения физиологии размножения, зимней спячки, миграции и суточной активности.

Клод Бернар (1813–1878)



(BBC Hulton Portrate Library).

Клод Бернар изучал медицину с 1834 по 1843 г., а затем занялся исследованиями в Коллеж де Франс как ученик Мажанди. Его главные открытия сделаны между 1840 и 1859 гг., после чего он мало занимался экспериментальной работой, а посвятил себя разработке своих теорий и писательской деятельности.

Основная работа Бернара "Introduction à l'Etude de la médecine expérimentale" («Введение в изучение экспериментальной медицины») издана в 1865 г. До этого он выпускал различные "Leçons" («Лекции»), но они обычно представляли собой записи, сделанные его учениками на лекциях и опубликованные под его наблюдением. Бернару принадлежат многие другие работы, вершиной которых является труд "Leçons sur les Phénomènes de la Vie, Communs aux Animaux et aux Végétaux" («Лекции о жизненных явлениях, общих для животных и растений»), вышедший в свет вскоре после его смерти в 1878 г.

До трудов Бернара тело считали совокупностью органов, каждый из которых выполняет независимые от других функции. Клод Бернар показал, что разные виды физиологической активности взаимосвязаны и организм следует рассматривать как единую сложную и совершенную машину.

С 1848 г., работая в Коллеж де Франс, Клод Бернар проверял действие на животных разной пищи. Он обнаружил, что их кровь всегда содержит сахар независимо от того, когда он

съеден. Даже у собак, получавших только мясо, в крови был сахар, который, как показал Клод Бернар, попадал в кровь из печени. Он установил, что печень накапливает некоторые углеводы, получаемые при переваривании пищи, и выделяет сахар в кровь, когда его нет в рационе. Клод Бернар провел также важные исследования пищеварения и получил данные о регуляции кровоснабжения разных частей организма.

Клода Бернара считают основателем современной экспериментальной физиологии. Одно из его часто цитируемых изречений гласит: «Зачем думать, когда можно экспериментировать? Искерпайте эксперимент и тогда думайте». Его экспериментальная работа всегда была направлена на проверку определенной гипотезы. Комментируя «блестящую работу Лапласа» и указав, что биологи мало используют статистику, он заметил: «Разумеется, я думаю, что через каких-нибудь сто лет все будут не только употреблять статистику, но и злоупотреблять ею и будут полагаться на этот метод для спасения работы, предпринятой без связи с какой-либо рабочей гипотезой».

Тем не менее основная заслуга Клода Бернара состоит в создании новых теоретических концепций. Его самое известное изречение «Постоянство внутренней среды условие свободной и независимой жизни» впервые появилось в 1859 г. в одной из «Лекций» и затем было развито в его посмертном труде 1878 г. Он понял, что кровь служит внутренней средой для всех тканей организма и что на состояние крови влияют отчасти внутренние процессы и отчасти изменения внешней среды. Животные, способные поддерживать постоянство внутренней среды, обладают гораздо большей экологической свободой, чем животные, зависящие от колебаний внешних условий. Идеей о регуляции внутренней среды была проникнута вся научная деятельность Клода Бернара, хотя ученые стали подробно обсуждать эту концепцию только в следующем столетии. Она оказала глубокое влияние на современные представления о физиологии и поведении животных.

14. Координация и ориентация

В этой главе будет рассказано о пространственных отношениях животного с его внешней средой. В ответ на изменения среды животные должны координировать и ориентировать свои движения по отношению к внешним стимулам. Сначала мы рассмотрим координацию, а затем ориентацию и закончим обсуждением навигации – самой сложной формы пространственной ориентации.

14.1. Координация

Как показано в гл. 11, эффективная координация движения и локомоции зависят от информации, получаемой ЦНС о положении, напряжении и других состояниях мышц; эта информация поступает от внутренних органов чувств – мышечных веретен, сухожильных органов и суставных рецепторов. Кроме передачи информации об относительном положении конечностей и других органов движения эти органы чувств позволяют животным давать рефлекторные ответы на изменения, вызываемые внешними агентами или самим движением животного.

Рефлекторное поведение – самая простая форма реакции на стимулы. В норме рефлексы бывают автоматическими, произвольными и стереотипными. Внезапное изменение напряжения мышцы может вызвать автоматическую смену позы, а резкое изменение уровня освещенности – рефлекторное отстранение. Рефлексы могут быть относительно локальными, т.е. затрагивать одну конечность или какую-либо другую часть тела, как показано на рис. 14.1, но иногда в рефлекторную реакцию вовлекается все животное. Например, реакция вздрагивания у человека

требует рефлекторной координации многих мышц. Точно так же рефлекс отстранения у беспозвоночных – полихет и различных моллюсков – охватывает все тело. Как было показано в гл. 11, такие рефлексы запускаются гигантскими нервными волокнами, которые очень быстро передают сигналы всем участвующим в ответе мышцам, так что они сокращаются сразу и одновременно.

Рефлексы у позвоночных в норме автоматические, однако нередко они подвержены различным воздействиям через центральные синапсы (рис. 14.1). Так, с рефлексами позы часто взаимодействуют другие, несовместимые с ними рефлекторные механизмы. Если в двух рефлексах используются одни и те же мышцы, то эти рефлексы несовместимы, т.е. не могут протекать одновременно. Такие пары рефлексов несовместимы также неврологически в том смысле, что стимуляция одного рефлекса тормозит другой. Торможение обычно бывает *реципрокным* и составляет самую элементарную форму координации, когда одна активность полностью подавляет другую или подавляется ею. Этот тип реципрокного торможения характерен для ходьбы и других видов локомоции.

Вообще мышечная координация определяется двумя главными процессами – центральной и периферической регуляциями. При *центральной регуляции* головной мозг дает точные команды, которые выполняются соответствующими мышцами. К такому типу, по-видимому, относится координация глотательных движений у млекопитающих (Doty, 1968). Центральная регуляция важна для координации многих выученных движений, требующих

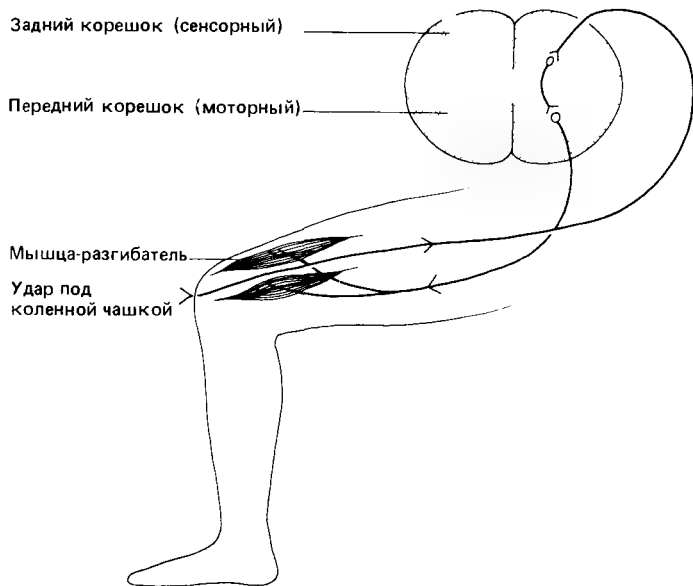


Рис. 14.1. Схема простого коленного рефлекса. Удар под коленной чашкой стимулирует рецепторы в сухожилии, которые посылают сигналы в спинной мозг. Сигналы передаются двигательным нервам, управляющим мышцами-разгибателями, которые рефлекторно сокращаются, подбрасывая ногу.

быстрой мышечной активности. Так, например, каракатица *Sepia* ловит мелких ракообразных двумя вытягивающимися щупальцами (рис. 14.2). Регуляция нападения делится на две фазы. Первая представляет собой направляемую зрением систему, в которой добыча приводится бинокулярно в фокус, и движения каракатицы следуют за движениями жертвы таким образом, что ошибка «прицеливания» сводится к нулю. Когда фаза слежения завершена, щупальцы внезапно выбрасываются и схватывают жертву. Завершающая фаза такая быстрая (около 30 мс), что времени на зрительный контроль движения не остается. Это можно показать, выключив свет во время выбрасывания щупалец: все равно жертва будет поймана. Но если в это время добыча переместится, то каракатица ее не поймает; значит, это головоногое не способно корректировать свой бросок, используя зрительную обратную связь (Messenger, 1968).

Локомоторные ритмы часто генерируются центральными механизмами. Ответвление электрической активности моторных и вставочных нейронов у насекомых выявило центральные регулирующие ритмы при ходьбе (например, Pearson, Iles, 1970; Burrows, Horridge, 1974), плавании (например, Kennedy, 1976) и полете (например, Wilson, 1968). Однако на точную структуру поведения часто влияют рефлексы и обратная связь с периферии. Так, устранение проприоцептивных сигналов снижает частоту взмахов крыльев у летящей саранчи, а действие ветра усиливает разряд мотонейрона (Wilson, 1968). Повидимому, периферические стимулы действуют на быструю ходьбу таракана меньше, чем на медленную ходьбу его родичей палочников (*Carausius*) (Wendler, 1966).

Периферическое управление координацией происходит посредством органов чувств, располагающихся в мышцах и



Рис. 14.2. Каракатица, хватающая креветку.

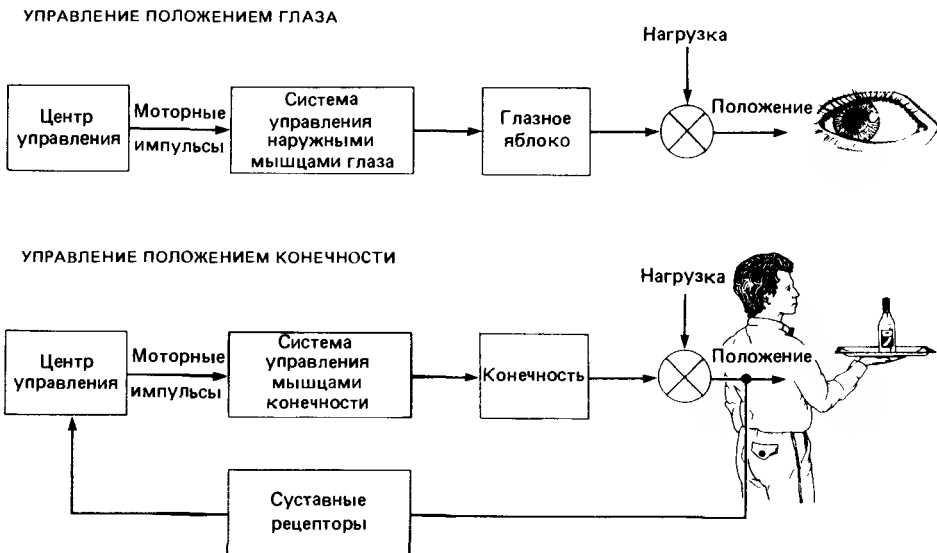


Рис. 14.3. Центральная и периферическая регуляция движения. Движение глазного яблока (*вверху*) управляется центральной нервной системой. В норме глазное яблоко не подвергается нагрузке, поэтому подробные моторные команды, идущие от мозга, выполняются быстро и точно. Если же на глазное яблоко создать нагрузку (например, надавить пальцем), то его смещение не корректируется. Периферический контроль важен при движении конечностей (*внизу*), потому что они часто бывают нагружены. Изменение в положении конечности регистрируется сенсорными рецепторами, и по обратной связи о нем сообщается управляющему центру, который корректирует смещение.

других частях тела; эти органы чувств посылают информацию в мозг и тем самым влияют на его команды мышцам (рис. 14.3). Периферическая регуляция обычно осуществляется совместно с центральной. Например, при координации плавательных движений у рыб головной мозг посылает ритмические сигналы, которые волнами проходят по спинному мозгу, координируя ритмические движения плавников и хвоста. У кошачьей акулы (*Scyliorhinus*) при перерезке всех нервов, ведущих от мышц к головному мозгу, этот ритм исчезает, но если сохранить некоторые нервы, он продолжается. Следовательно, некоторая периферическая обратная связь, по-видимому, необходима для запуска центрального ритма (Gray, 1950). У хрящевых рыб (*Chondrichthyes*), в том числе у кошачьей акулы и у всех других акул и скатов, плавники производят небольшие независимые ритмические движения, но у костистых рыб (*Teleostei*) они при некоторых обстоятельствах уда-

ряют с разной частотой. Хольст (Holst, 1939, 1973) показал, что ритмы разных плавников могут влиять друг на друга, — это свойство он назвал «относительной координацией». Иногда ритм одного плавника подстраивает под себя ритм другого и доминирует над ним так, что движения происходят в фазу. В других случаях амплитуды движений плавников суммируются, уменьшаясь, когда плавники движутся со сдвигом по фазе и увеличиваясь при совпадении фаз.

У рыб и амфибий локомоция, по-видимому, находится под контролем главным образом эндогенных спинальных ритмов. Нет данных о специальном моторном контроле со стороны переднего мозга. Его удаление у рыб не меняет их позы или локомоции (Bernstein, 1970). У лягушек и жаб это вызывает общее снижение спонтанных движений, но электрическая стимуляция их переднего мозга не приводит к специфическим моторным эффектам. Средний мозг играет некоторую роль в

моторной регуляции у рыб и амфибий. Как было указано в гл. 13, электрическая стимуляция тектума у жаб вызывает поворот головы, а также схватывание и проглатывание корма. У эволюционно более продвинутых позвоночных высший отдел головного мозга в большей степени способен контролировать движения, но автоматические компоненты локомоции по-прежнему регулируются прежде всего его стволом и спинным мозгом.

У млекопитающих *кортикоспинальный* тракт является самым важным проводящим путем, участвующим в произвольной регуляции движения. Он начинается в двигательной коре и проходит через средний мозг и мозговой ствол к спинному мозгу. Эта система, иногда называемая *пирамидной*, имеется у всех млекопитающих, за исключением очень примитивных однопроходных (например, у коноса и австралийской ехидны). У сумчатого кистехвостого кукуся (*Trichosaurus*) пирамидные аксоны доходят только до грудного отдела, где они иннервируют передние конечности. Задние конечности иннервируются экстрапирамидной системой.

Экстрапирамидная система включает все двигательные пути, не входящие в кортикоспинальную или пирамидную системы. Она считается более примитивной системой, чем пирамидная. У животных со слабо развитой корой больших полушарий или вовсе лишенных ее базальные ганглии экстрапирамидной системы являются основными центрами моторного контроля. Они особенно хорошо развиты у птиц, у которых практически нет коры, но стриатум крупнее, чем у млекопитающих. Таким образом, в ходе эволюции кора больших полушарий, по-видимому, стала вторым источником двигательной координации, действующим через пирамидную систему.

У обезьян нейроны в разных частях кортикоспинальных путей меняют характер своей импульсации при произвольных движениях глаз, передних и задних конечностей (Evarts, 1968). Искусственная стимуляция двигательной коры вызывает реакции отдельных мышц или отдельных моторных единиц в мышце. Более обширная стимуляция приводит к отдельным

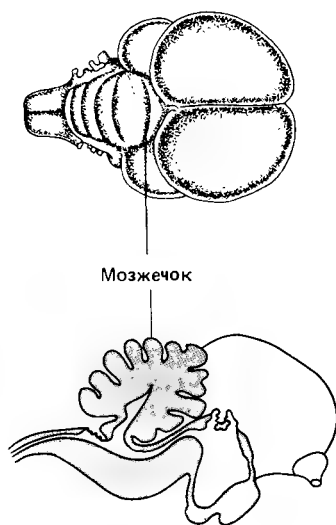


Рис. 14.4. Головной мозг голубя с крупным мозжечком

движениям целой конечности. Можно навести карту на поверхность коры в соответствии с теми частями тела, которые движутся в ответ на ее электрическую стимуляцию. Можно построить такую же карту для сенсорной коры, на которой разные части тела представлены по-разному в соответствии с их сенсорным значением для данного вида. Произвольные выученные движения вызываются корковыми пирамидными нейронами, а рефлекторное поддержание двигательных реакций и позы управляются расположенными поблизости экстрапирамидными нейронами. Число пирамидных нейронов у человека оценивается в один миллион (Prosser, 1973).

Другой важной для координации частью головного мозга позвоночных является мозжечок (рис. 14.4). Он участвует в поздних рефлексах или в управлении движением косвенно, являясь контролером и координатором нервной активности при ориентации, сохранении равновесия и других тонких реакциях, связанных с регуляцией движения. Основная нейронная организация мозжечка одинакова во всех классах позвоночных: он претерпел меньше эволюционных изменений, чем любая другая часть головного мозга. Мозжечок получает информацию от органов зрения,

слуха, осязания, равновесия, о состоянии мышц и суставов. Он связан также с двигательными областями коры большого мозга. Кроме связей через таламус с двигательной корой он имеет двусторонние связи с сенсорными областями коры, которые играют важную роль в поддержании позы. Вертикальная поза не может сохраняться без зрительной, вестибулярной и проприоцептивной информации. Мозжечок сочетает зрительную и вестибулярную информацию о равновесии с информацией о сокращении соответствующих мышечных веретен и посылает необходимые команды мышцам, в особенности по эфферентным гамма-волокам (см. гл. 11). Таким образом, мозжечок осуществляет модулирующий тонкий контроль над мышечными сокращениями, связанными с поддержанием позы и со сложными координационными движениями, которые требуются для локомоции.

14.2. Пространственная ориентация

Ориентация всего тела животного в пространстве может быть основана на очень простых принципах, но иногда включает и весьма сложные механизмы. Эти простые принципы легче всего наблюдать на некоторых видах беспозвоночных. Френкель и Ганн (Fraenkel, Gunn, 1940) предложили классификацию, основанную на работе более ранних авторов и послужившую отправным пунктом для последующих обсуждений и обзоров (например, Adler, 1971; Kennedy, 1945; Hinde, 1970).

Самая простая форма пространственной ориентации — это *кинез*, при котором реакция животного пропорциональна интенсивности стимула, но не зависит от его пространственных свойств. Например, мокрицы (*Porcellio scaber*) стремятся скапливаться во влажных местах под камнями или упавшим деревом. Они активно движутся при низкой влажности и менее активно — при высокой. В результате мокрицы проводят больше времени во влажной среде, и их высокая активность в сухих местах повышает их шансы попасть во влажные условия. Сходное поведение наблюдается у пескоройки — личинки речных

миног, активность плавания у которой изменяется в зависимости от интенсивности освещения (Jones, 1955).

Тип кинеза, при котором скорость локомоции связана с интенсивностью стимуляции, называется *ортокинезом*. Другой тип, наблюдаемый у плоского червя *Dendrocoelum lacteum*, называется *клинокинезом*. При нем по мере усиления освещенности меняется скорость изменения направления (Ullyott, 1936; Fraenkel, Gunn, 1940; Hinde, 1970).

При многих типах ориентации, обычно объединяемых в группу таксисов, животное направляется прямо к источнику стимуляции или прямо от него. Например, когда личинка комнатной мухи (*Musca domestica*) прекращает питаться, она ищет темное место для окукливания. При этом она уползает прочь от источника света, что называют «отрицательным фототаксисом». У личинки на голове имеются примитивные глаза, регистрирующие изменения освещенности, но не способные давать информацию о направлении, в котором находится источник света. Когда личинка ползет, она поворачивает голову из стороны в сторону (рис. 14.5). Если свет слева ярче, чем справа, менее вероятно, что личинка повернет голову влево. Таким образом, она скорее поползет вправо, т. е. подальше от источника света. В ответ на повышение освещенности личинка усиливает скорость поворотов головы. Если свет над головой выключать каждый раз, когда она поворачивает голову вправо, и включать каждый раз при повороте ее влево, тогда личинка будет отворачиваться от освещаемой стороны, двигаясь по кругу вправо. Таким образом, хотя у животного нет дирекционных рецепторов, оно способно к дирекционной реакции. Такое же поведение наблюдается у одноклеточного эвглены с одним фоточувствительным «глазком» (Fraenkel, Gunn, 1940).

Ориентация путем последовательного сравнения интенсивности стимула требует поворотов. Обычно она называется *клино-таксисом*. У многих животных он проявляется в ответ на градиенты химических стимулов. Одновременное сравнение интенсивности стимулов, получаемых двумя

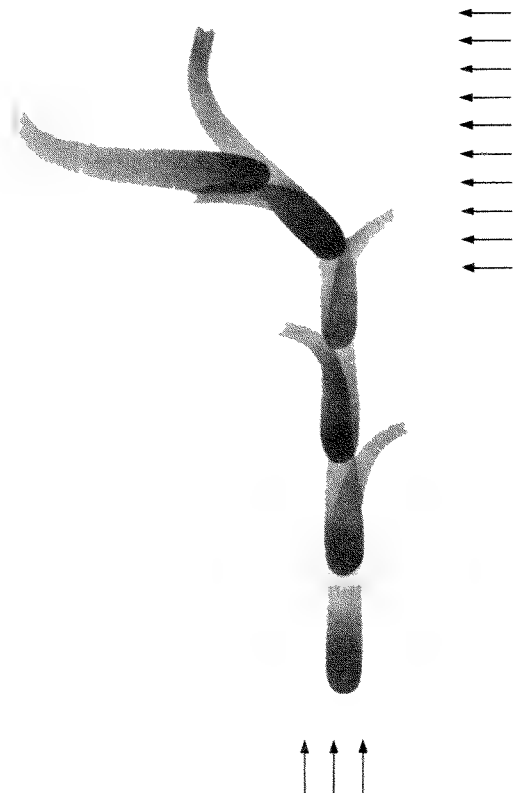


Рис. 14.5. Клинотаксис у личинки мухи. Обратите внимание на движение головы из стороны в сторону. При перемещении находящегося сзади источника света в сторону личинка отворачивается от него. (По Mast, 1911.)

или более рецепторами, дает возможность животному выровнять ее. В результате оно переходит к *пропотаксису*, который позволяет двигаться прямо к источнику стимуляции или от него. Например, мокрица *Armadillidium vulgare*, живущая под камнями или упавшими деревьями, проявляет положительный фототаксис после периодов высыхания или голода. Благодаря двум сложным глазам на голове животное способно двигаться прямо к источнику света. Если же один глаз зачернить, оно движется по кругу. Это говорит о том, что в норме оба глаза уравнивают стимуляцию. При предъявлении двух световых источников мокрица часто начинает с того, что движется в среднем между ними направлении, а затем поворачивает к одному из них. Это происходит

потому, что равная стимуляция обоих глаз достигается при движении либо точно между двумя источниками, либо прямо к одному из них. Отклонения от одного источника являются саморегулирующимися, а боковой свет игнорируется, потому что сзади и с боков глаза экранированы. В то же время отклонения от среднего маршрута между двумя широко расставленными источниками могут привести к потере контакта с одним из них.

Животные с глазами, дающими благодаря своему строению информацию о направлении света, способны к *телотаксису* — форме дирекциональной ориентации, которая не зависит от одновременного сравнения стимуляции двух рецепторов. При двух источниках стимуляции животное движется к одному из них и никогда не избирает среднего направления; это показывает, что влияние одного из стимулов преобладает. Такой пример приведен на рис. 14.6.

Менотаксис — это такая форма телотаксиса (Hinde, 1970), при которой ориен-

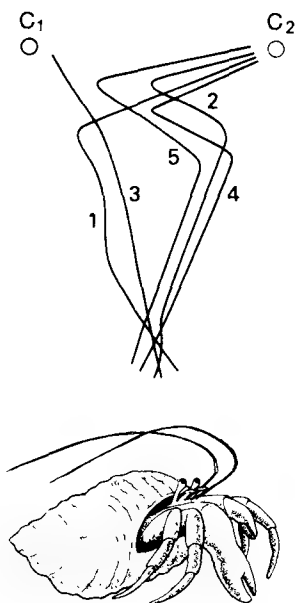
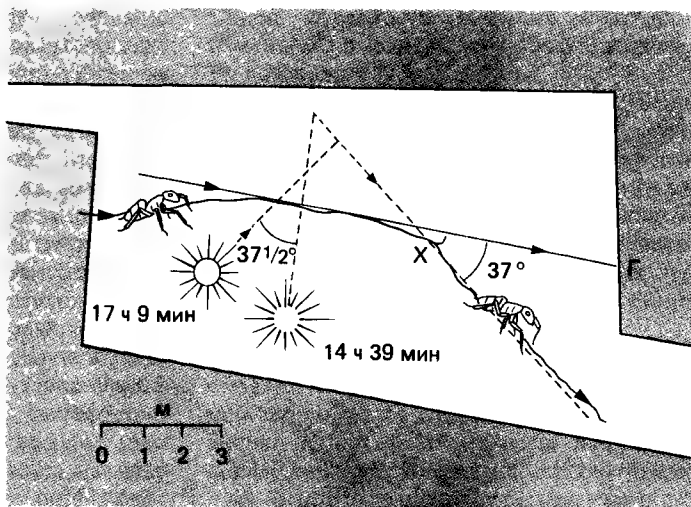


Рис. 14.6. Телотаксис: траектории движения крабов-отшельников при предъявлении им двух источников света (C_1 и C_2). Каждая часть пути направлена только к одному источнику. (По Fraenkel, Gunn, 1940.)

Рис. 14.7. Солнечный компас: муравей (*Lasius niger*) возвращается в гнездо Г, когда солнце светит справа под углом около 90° к направлению движения животного. В точке Х муравей был задержан на 2,5 ч. Когда его выпустили, он отклонился от своего прежнего пути на такой же угол, на какой переместилось за это время солнце, и его лучи снова составили угол в 90° с направлением движения (По Brun, 1914.)



тация происходит под углом к направлению стимуляции. Примером служит реакция на «световой компас» у возвращающихся в муравейник муравьев. Эти животные отчасти ориентируются по положению солнца. Медленно меняя его видимое положение при помощи зеркала, можно заставить муравьев соответственно изменить свой путь (рис. 14.7). Раньше полагали (Brun, 1914), что если муравьев (*Lasius niger*), возвращающихся домой, посадить на несколько часов в темный ящик, то при освобождении они сохраняют тот же угол движения по отношению к солнцу, что и до пребывания в ящике. Но затем стало очевидным (Jander, 1957), что муравьи делают поправку на перемещение солнца и по освобождении движутся в том же направлении. Такие компенсированные во времени компасные реакции продемонстрированы также у жука-навозника *Geotrupes sylvaticus*, прудовой водоемки *Velia currens* и медоносной пчелы *Apis mellifera* (см. обзор Saunders, 1976).

Тип ориентации, осуществляемый в этом случае, зависит как от природы внешних сигналов, так и от сенсорного оснащения организма. Животное, воспринимающее лишь силу стимула, ограничивается ее последовательными измерениями в разных пунктах. Если внешние сигналы по своей природе имеют направленность, единственный односторонне

экранированный рецептор может предоставить дирекциональную информацию. Экранированный фоторецептор в этом отношении полезен, но экранированный хеморецептор никаких преимуществ не дает, потому что химические стимулы по природе своей не дирекциональны. При двух рецепторах одновременное сравнение может быть использовано для обнаружения градиентов (рис. 14.8). Если множество рецепторов расположено в форме раstra (т.е. ряда или мозаики), возможны более сложные типы ориентации (рис. 14.8). Примерами растров служат глаза с хрусталиком у позвоночных и сложные глаза членистоногих (см. гл. 12).

Пространственная ориентация часто достигается сочетанием разных методов. Например, самцы некоторых бабочек привлекаются самками с помощью испускаемого самкой и распространяющегося по воздуху феромона. Этот запах разносится ветром, поэтому летящий самец должен учитывать движение воздуха. Бабочки в полете обычно пользуются зрительными ориентирами, чтобы контролировать свое продвижение относительно почвы. На маршрут животного в воздухе влияет направление ветра, что и определяет его окончательный путь (рис. 14.9). Результаты опытов с бабочками показывают, что угол полета меняется с концентрацией запаха. В отсутствие запаха животное ле-

тает взад и вперед, не продвигаясь против ветра (т.е. под прямым углом к нему). Когда ветер приносит запах, угол полета увеличивается и животное движется зигзагами против ветра. Изменения направления связаны с границами запахового следа (рис. 14.9). При снижении концентрации запаха ниже определенного уровня, в частности у края его струи, животное начинает двигаться в противоположном направлении. Эти повороты не связаны с направлением ветра, а зависят от внутреннего эталона, или *идиотетической* информации. Таким образом в поисках полового партнера летящая бабочка использует сочетание зрительных, анемотаксических (связанных с ветром) и идеотетических ориентационных механизмов.

14.3. Принцип реафферентации

Высокоразвитая система ориентации должна быть способна отличать стимулы из внешнего мира от стимуляции, создаваемой самим животным. Так, например, что касается зрения, то у человека перемещение объектов во внешнем мире вызывает движение изображения по сетчатке, которое мы воспринимаем. Однако произвольное движение глаз тоже вызывает перемещение изображения на сетчатке, но оно уже не воспринимается. Каким-то способом мозг отличает перемещение изображения по сетчатке, независимое от животного, от перемещения, вызываемого движением самого глазного яблока.

Для объяснения этого явления предложены две теории – оттока и притока. Согласно *теории оттока*, основы которой заложил Гельмгольц (Helmholtz, 1867), команды глазным мышцам о движении глазного яблока сопровождаются параллельными сигналами, идущими к компаратору в головном мозгу. Здесь они сравниваются с приходящими зрительными сигналами (рис. 14.10). Согласно *теории притока*, созданной Шеррингтоном (Sherrington, 1918), рецепторы наружных глазных мышц посылают сообщения в мозговую компаратор при любых движениях глаз (рис. 14.10). В обеих теориях компаратор оценивает оба приходящих

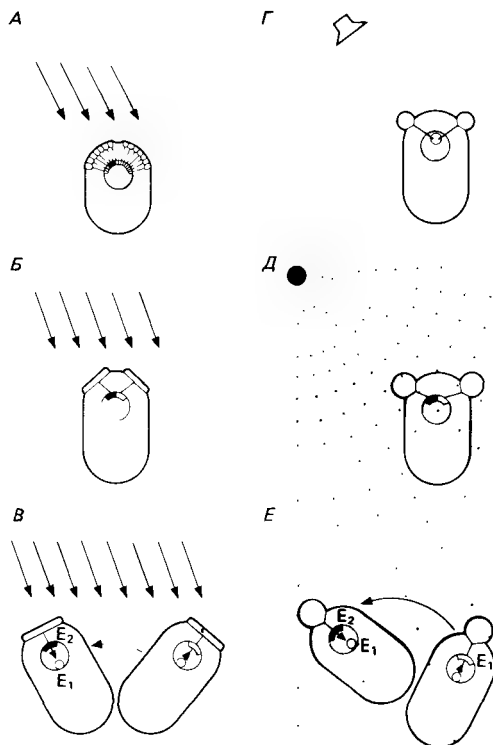


Рис. 14.8. Схематическое изображение некоторых основных принципов сенсорной ориентации. А. Направление стимуляции (например, света) регистрируется растром сенсорных рецепторов. Б. Направление регистрируется посредством сравнения одновременной стимуляции двух рецепторов. В. Имеется только один рецептор, и животное проводит последовательные сравнения, передвигая туловище. Г. Время прихода стимула (например, звуковых волн) сравнивается двумя рецепторами. Д. Градиент стимуляции (например, химической) регистрируется посредством сравнения данных, получаемых двумя рецепторами. Е. Градиент регистрируется одним рецептором, когда животное движется, обследуя разные точки пространства. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

сигнала и определяет, соответствуют ли зрительные сигналы тому движению, которое следовало ожидать на основании второго сигнала. Если сигналы не соответствуют друг другу, значит, какая-то часть движения должна была быть вызвана внешними причинами.

Наружные глазные мышцы содержат

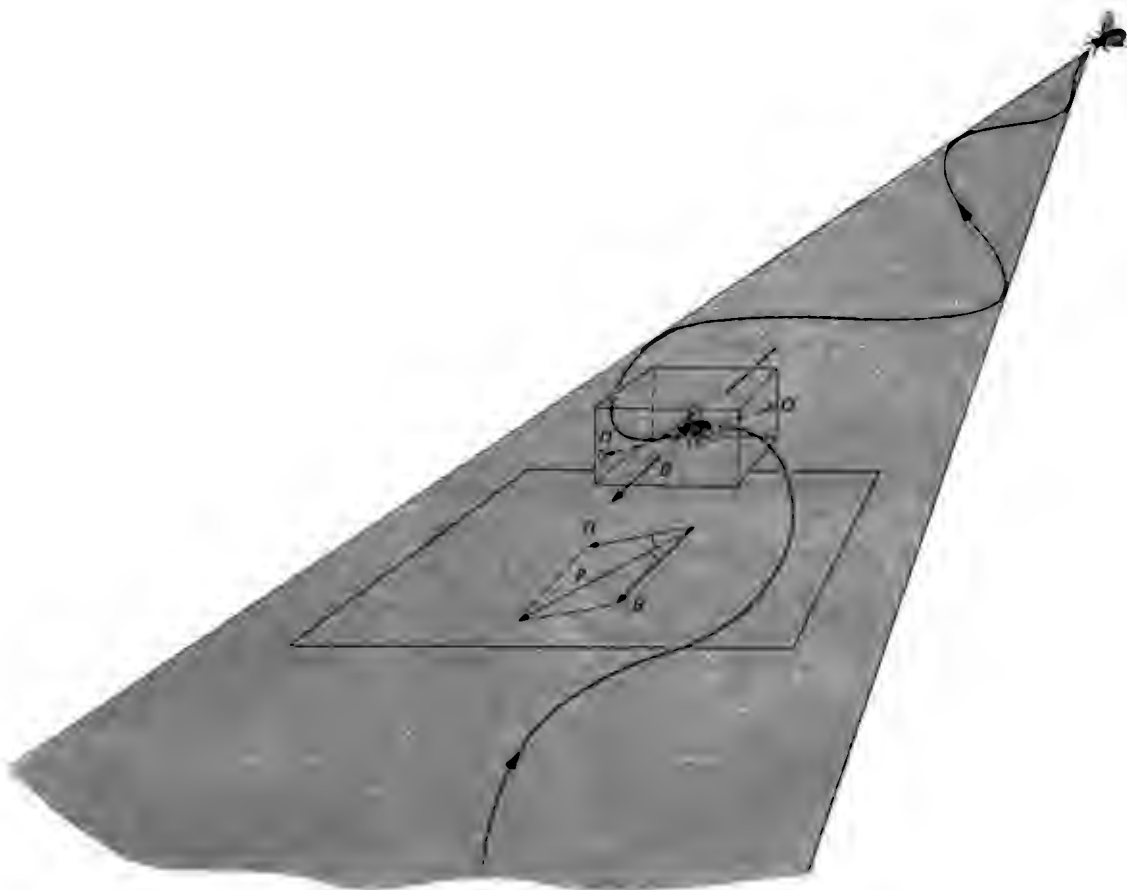


Рис. 14.9. Самец бабочки, летящей против ветра на феромон, выделяемый самкой. На направление полета P влияет направление ветра V , и возникает результирующий маршрут R . Угол передвижения — это угол между направлением ветра V и направлением P по отношению к земле.

мышечные веретена, и их существование, казалось бы, подтверждает теорию Шеррингтона. Однако, по-видимому, эти мышцы не участвуют в подаче сигналов о положении глаза (Merton, 1964; Howard, Templeton, 1966). Для доказательства того, что в глазных мышцах нет рецепторов положения, Гельмгольц (Helmholtz, 1867) пользовался данными по механическим манипуляциям с глазным яблоком и кажущимся движениям, вызываемым попытками двигать глазом, когда наружные глазные мышцы парализованы.

Как хорошо известно, при смещении глазного яблока в глазнице нажимом на него пальцев зрительная ось сдвигается

(что можно заметить по раздвоенному изображению); она остается сдвинутой, пока длится нажим. Глазное яблоко не давит на палец чтобы занять свое прежнее положение, как можно было бы ожидать, если бы в регуляции положения глаза участвовали мышечные веретена (McFarland, 1971). Кроме того, при смещении глазного яблока пальцем движение ощущается, чего не должно бы быть по теории притока. Мышечные веретена возбуждались бы при любом движении глазного яблока, и тогда компаратор в мозгу компенсировал бы движение изображения по сетчатке. Поэтому факты, по-видимому, говорят в пользу теории оттока.

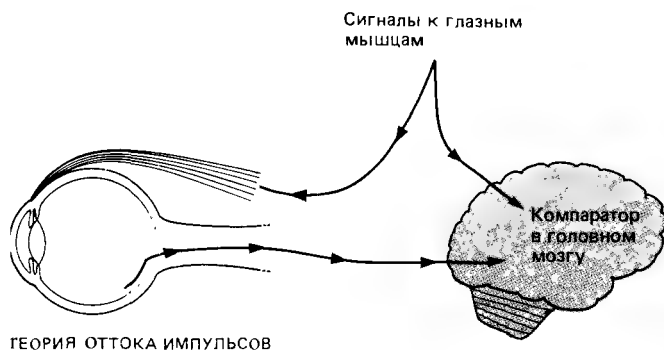
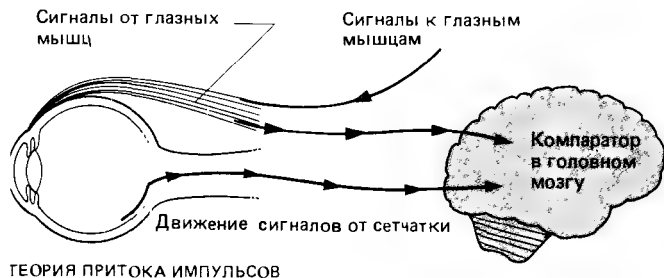


Рис. 14.10. Теории притока и оттока сигналов (импульсов) при управлении движением глазного яблока.

Теория оттока была развита и обобщена Хольстом и Миттельштедтом Holst, Mittelstaedt, 1950; см. также Holst, 1954). Согласно их *принципу реафферентации*, мозг отличает *эксафферентную* стимуляцию (вызываемую только факторами вне животного) от *реафферентной* происходящей в результате движений тела животного). Моторные команды не только организуют мышечные движения, но и создают их нервную копию (копию «эфферентации»), соответствующую сенсорным сигналам, которые можно было ожидать при данном поведении животного. В результате мозг сравнивает копию эфферентации с приходящей сенсорной информацией (рис. 14.11). Вся реафферентная информация должна быть погашена копией эфферентации так, чтобы выход из компаратора был равен нулю. В то же время эксafferентная информация не аннулируется, а передается компаратором в другую часть мозга.

Хольст и Миттельштедт (Holst, Mittelstaedt, 1950), показали, что если двукрытую ильницу (*Eristalis*) поместить в цилиндр с вертикальными полосами, у нее наблюдается типичный *оптомоторный ре-*

флекс, т.е. она поворачивается в направлении полос при вращении цилиндра. Такие рефлексy не возникают, если ильница движется сама по себе, хотя зрительная стимуляция при этом такая же. Если в опыте повернуть этому насекомому голову на 180° (рис. 14.12), то, как и следовало ожидать, оптомоторный рефлекс становится обратным. Но если ильница пытается двигаться сама, то начинает вертеться на месте, и ее движения, по-видимому, самовозбуждаются. Эти данные можно объяснить, исходя из теории реафферентации. В норме выходные сигналы компаратора определяют движение тела, а когда двукрылое движется само по себе, выход равен нулю и движения нет. Оптомоторный аппарат выдает эксafferентную стимуляцию, которая не аннулируется копией эфферентации, и ильница отвечает рефлексом. Когда голова ее повернута на 180°, эксafferентная стимуляция вызывает то же действие, что и раньше, но в обратном направлении. Однако в случае реафферентной стимуляции воспринимаемое движение имеет обратный знак и не вычитается из копии эфферентации, а прибавляется к ней, и в

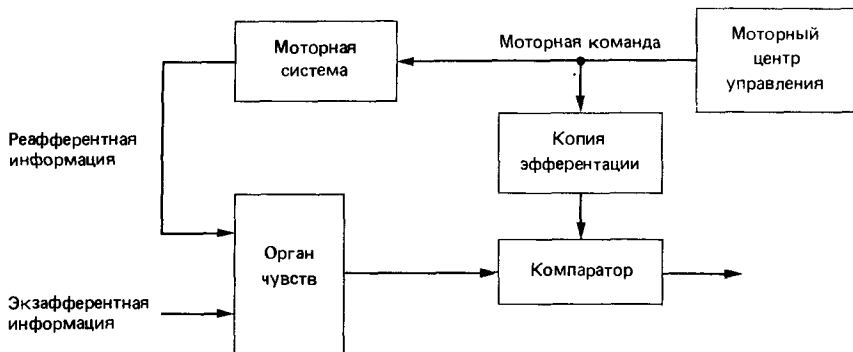


Рис. 14.11. Схема основной системы реafferентации.

результате выход компаратора, который в норме должен быть сведен к нулю, возрастает. Чем больше животное реагирует, тем сильнее реafferентная стимуляция и тем больше усиливается реакция животного. В результате насекомое крутится на месте все быстрее и быстрее.

Принцип реafferентации важен не только в отношении зрения, но также для контроля за положением конечностей, тела и т.д. Так, например, мы можем отличить движения руки, трясущей ветку дерева, от, возможно, таких же движений, возникающих, когда рука пассивно держится за ветку, раскачиваемую ветром.

они не могли бы указать, в каком направлении находится дом, без какой-нибудь карты.

При навигации важны три типа ориентации: 1) *пилотирувание*, или прокладывание пути по знакомым ориентирам; 2) *компасная ориентация*, т.е. способность двигаться по определенному азимуту, не пользуясь ориентирами, и 3) *истинная навигация*, или способность направляться к цели – дому или месту выведения потомства, – не пользуясь ни ориентирами, ни компасом. В своих дальних миграциях птицы, вероятно, используют все три типа ориентации. Пердек (Perdeck,

14.4. Навигация

Самая сложная форма пространственной ориентации – это навигация. Она требует не только компаса, или дирекционального чувства, но и своего рода карты. Для иллюстрации рассмотрим опыт, проведенный Бейкером (Baker, 1981) для проверки того, может ли человек пользоваться магнитной информацией. Группа студентов была перевезена в небольшом автобусе от определенной начальной точки (дома) к некоторому секретному месту назначения. По приезде студенты должны были показать, в какой стороне находится их дом. Для точного ответа необходим внутренний магнитный компас, и Бейкер искал данные в пользу его наличия. Однако выполнение такой задачи требует также знания относительного положения обоих пунктов. Даже если бы студенты обладали точным магнитным компасом,

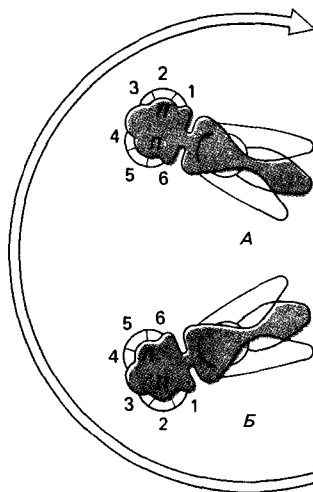


Рис. 14.12. Ильница *Eristalis* во вращающемся цилиндре. А. Нормальное положение головы. Б. Голова повернута на 180°. Л – левый глаз; П – правый глаз. (По van Holst, 1954.)

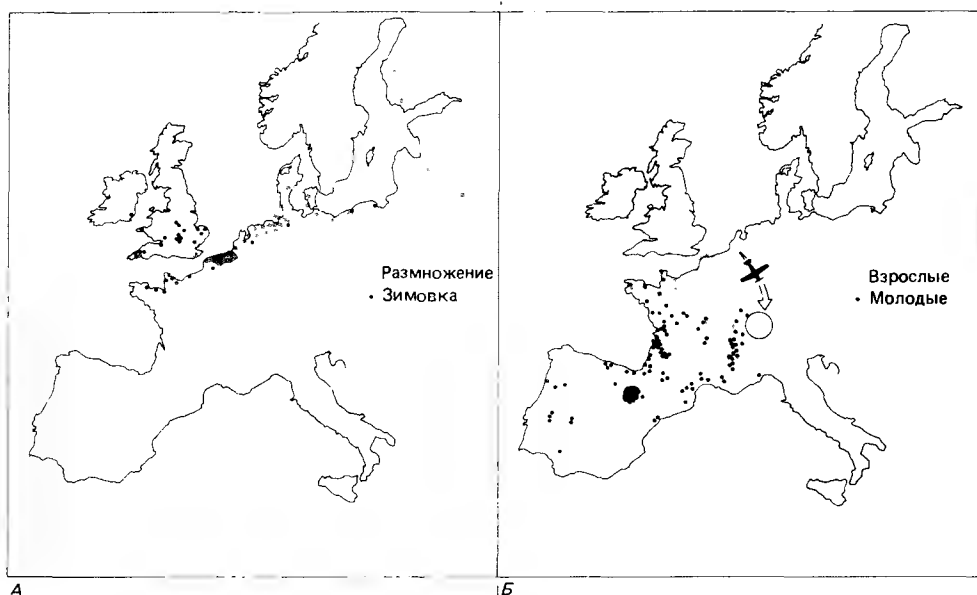


Рис. 14.13. А. Отлов размножавшихся и зимовавших скворцов, окольцованных в Нидерландах. Б. Отлов взрослых и молодых скворцов, перевезенных из Нидерландов в Швейцарию и выпущенных там во время осенней миграции. (По Perdeck, 1958.)

1958, 1967) отлавливал молодых и взрослых скворцов, когда они пролетали через Нидерланды при своей первой осенней миграции, кольцевал их и перевозил на самолете в Швейцарию, т.е. на 750 км юго-восточнее их обычного миграционного пути. В норме скворцы мигрируют от своих гнездовий на Балтике к зимовьям в Бельгии, южной Англии и северной Франции (рис. 14.13). После перемещения в Швейцарию молодых скворцов ловили в Испании и южной Франции (рис. 14.13); это говорит о том, что они сохраняли нормальное юго-западное направление миграции. Но взрослых скворцов снова ловили в местах их обычных зимовок. Таким образом, взрослые скворцы внесли поправку на свое перемещение, тогда как молодые сохранили компасную ориентацию, характерную для их местной популяции. Молодые животные многих мигрирующих видов в первый раз достигают мест своих зимовок на основе врожденной информации о направлении на цель и расстоянии до нее. Они не способны внести поправку на перемещение, потому что у них нет карты, необходимой

для истинной навигации (Schmidt-Koenig, 1979).

Ориентация по окружающим объектам может играть важную роль в навигации, особенно при приближении к месту назначения. Классический пример этого приведен в работе А. Хаслера (A. Hasler, 1960) по миграции лосося. Тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*) вылупляются из икры в ручьях западной части США и Канады. Проходя стадию смолта, они скатываются вниз по реке в Тихий океан. Проведя два-три года в море, лососи становятся половозрелыми и возвращаются в тот же самый ручей, где родились. Путешествие к берегу, вероятно, происходит по солнечному компасу. Но дойдя до берега, они должны выбрать нужную реку и единственный из впадающих в нее ручьев. После многих лет работы Хаслер с сотрудниками установили, что на стадии смолта в рыбах «запечатлеваются» запаховые признаки их родного ручья (импринтинг). Во время обратного путешествия они отличают его воду от воды других речных притоков. В сущности они опознают ориентиры, но, поскольку запах

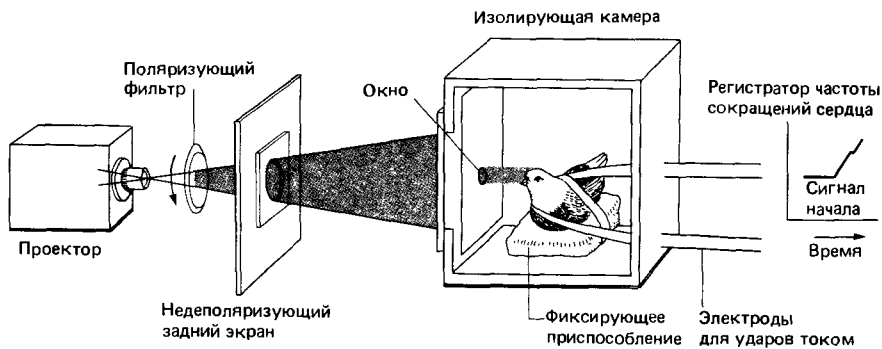


Рис. 14.14. Прибор для выработки условного сердечного рефлекса у голубей при испытаниях их чувствительности к разным стимулам (в данном случае к поляризованному свету). (По Schmidt-Koenig, 1979.)

места их рождения распространяется водой по всему пути миграции, молодому лососю не нужно запоминать его по дороге к океану. И действительно, если после периода импринтинга лососей перевести в другой ручей, они вернутся в свою родную речку, а не в ту, по которой мигрировали к океану.

Известно, что животные пользуются разного рода компасами, основанными на свойствах геофизической среды, например магнитным полем земли. Доказать, что определенное физическое свойство используется в качестве компаса, можно, продемонстрировав способность животного обнаруживать это явление и использовать его для ориентации в естественных условиях. Ввиду неуправляемой изменчивости природы проверять сенсорные способности лучше всего в лаборатории. Излюбленным методом исследователей навигации служит метод условных сердечных рефлексов (рис. 14.14). Этим и другими методами было показано, что голуби чувствительны к следующим стимулам:

Внешнее давление. Голубь чувствителен к изменениям атмосферного давления в пределах от 1 до 10 мм водяного столба, что соответствует изменению высоты менее 10 м (Kreithen, Keeton, 1974; Delius, Emmerton, 1978); благодаря такой сенсорной способности голубь обладает точным физиологическим альтиметром.

Инфразвук. Звук частотой менее 10 Гц называется инфразвуком. Человек не может слышать его, голуби же восприни-

мают частоты до 0,06 Гц. Инфразвук распространяется на очень большое расстояние, и такие его источники, как прибой, голуби могли бы использовать для навигации (Yodlowski et al., 1977; Kreithen, 1978).

Запах. Долго считалось, что у птиц слабое обоняние, но опыты с условными сердечными рефлексами (например, Henton et al., 1966; Shumake et al., 1966) подтверждают результаты применения физиологических методов и показывают, что обоняние у голубей достаточно тонкое, чтобы служить при навигации. Такие же данные получены для других видов птиц (Schmidt-Koenig, 1979).

Магнитный компас. Ученые долго считали, что энергия геомагнитных явлений слишком мала для того, чтобы животные могли ее воспринимать. Теперь известно, что это не так, и у многих видов показаны реакции на магнитные поля.

Хотя и раньше были указания на магнитную чувствительность у птиц (например, Merkel, Wiltchko, 1965), она долго вызывала сомнения, поскольку ее не удавалось показать в опытах с условными рефлексами на сердце. Но затем были получены положительные результаты не на привязанных, а на свободно передвигающихся голубях (Bookman, 1978).

Миниатюрные магниты обнаружены у бактерий, пчел и голубей. Хотя известно, что пчелы и голуби чувствительны к магнитным полям, не ясно, как магнитная информация воспринимается нервной системой. Имеются данные о том, что маг-

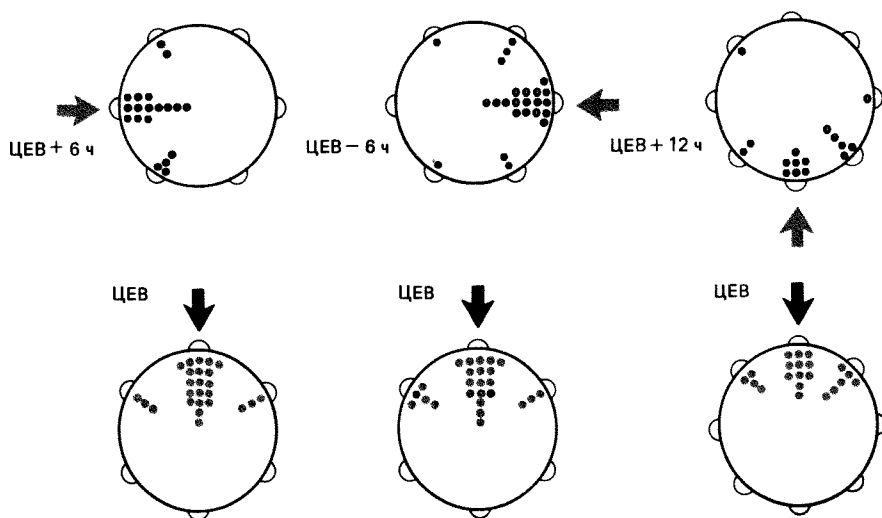


Рис. 14.15. Результаты опытов на почтовых голубях с смещением времени суток. Птиц в круглой клетке обучали искать пшеницу в определенном азимутальном направлении. Учитывалось число клюваний кормушек, помещенных по окружности (каждая точка — один удар). ЦЕВ — центрально-европейское время. Стрелки — ожидаемое в условиях опыта направление. Верхний ряд — опыты, нижний — одновременные контроли. (По Schmidt-Koenig, 1979.)

нитные явления влияют на биологические часы пчел (Gould, 1980). У птиц чувство направления, по-видимому, связано со склонением магнитного поля Земли, и имеется предположение, что оно же важно для чувства карты у почтовых голубей (см. ниже).

Солнечный компас. Способность птиц использовать солнце как компас открыта Крамером (Kramer, 1951). Он приучал скворцов, находящихся в круглой клетке, искать корм в определенном азимутальном направлении. Все зрительные ориентиры были исключены, и видны были только солнце и небо. Птицы были способны находить нужный азимут в течение всего дня, что доказывает их способность делать поправку на движение солнца.

Биологические часы скворца (см. гл. 16.3) можно искусственно «перевести» (Hoffman, 1954), поместив птицу в светонепроницаемое помещение с искусственным фотопериодом. Шмидт-Кёниг (Schmidt-Koenig, 1958, 1960, 1961) в опытах с почтовыми голубями испытывал действие такого перевода на 6 ч вперед и на 6 или 12 ч назад. Результаты, представленные на рис. 14.15, говорят о том,

что ориентация птицы в экспериментальном аппарате была точно такой же, какую можно было ожидать, пользуясь в качестве компаса солнцем.

Показано, что солнечный компас голубей достаточно точен для навигационных целей при условии, что в течение путешествия птицы время от времени делают поправочные измерения. Однако связь азимута солнца с местным временем пригодна прежде всего для определения долготы, а с изменениями широты местонахождения наблюдателя меняется высота солнца над горизонтом. По некоторым данным опытов с инструментальными условными рефлексами, голуби могут достаточно точно определять изменения этой высоты. Имеются также данные, что они оценивают высоту солнца, измеряя скорее тени, а не само положение светила (McDonald, 1972, 1973). Действительно, размеры теней могут изменяться в шесть раз сильнее, чем высота солнца над горизонтом, но неизвестно, способны ли голуби использовать эту информацию вне помещения. Уайтен (Whiten, 1972) обучал голубей связывать высоту солнца с северным или южным на-

правлением от дома. Его опыты показывают, что голуби способны сопоставлять эту высоту с прохождением меридиана, однако нет данных об использовании такой способности при навигации.

Некоторые исследователи (например, Matthews, 1955, 1968; Pennycuik, 1960) пробовали объяснить навигацию голубей, исходя из движения солнца. Теоретически информации достаточно для определения долготы (азимут солнца с поправкой на время) и широты (высота солнца над горизонтом в разное время), т.е. для построения эквивалента карты. Но это требует очень большой остроты зрения и точности увязывания движения солнца с временем. Большинство ученых сомневается в том, что голуби способны на такую точность (Schmidt-Koenig, 1979). Кроме того, способность летящего голубя определять высоту солнца никогда не была доказана, а между тем это весьма важно с точки зрения теорий навигации по солнцу.

Звездный компас. Если певчие птицы посажены в клетку в то время, когда обычно происходит их миграция, то они проявляют типичное дирекциональное миграционное беспокойство; ночью эта дирекциональность связана со звездами (Sauer, Sauer, 1955). Птицы были ориентированы под естественным звездным небом и под небом планетария. Методики регистрации миграционного беспокойства позднее были усовершенствованы (Emlen, Emlen 1966) с помощью аппарата, показанного на рис. 14.16. Эмлен (Emlen, 1967) обнаружил, что дирекциональность у индиговых овсянок (*Passerina cyanea*) одна и та же под естественным небом и под стационарным небом планетария. В то же время птицы следовали за смещением планетарного неба, и Эмлен (1972) обнаружил, что их ориентация была связана скорее с его вращением, чем с определенными созвездиями.

Наземному наблюдателю кажется, что звезды расположены на внутренней поверхности сферы, называемой *небесной сферой*. В каждый данный момент звезды расположены на небесной сфере определенным образом, причем образуемый ими рисунок движется так, что создает впечатление, будто эта сфера вращается. В

действительности вращается Земля вокруг своей оси, проходящей через полюсы. Точка в северном небе, вокруг которой небесная сфера будто бы вращается, называется *северным полюсом* мира. Полярная звезда лежит очень близко к этому полюсу, и для практических целей ею можно пользоваться при определении направления на север от наблюдателя.

Эмлен (1972) показал, что овсянки, выращенные в неволе и совсем не видевшие неба, не могли ориентироваться во время миграции. Оперившиеся птенцы, помещенные до наступления осенней миграции под небо планетария, вращающееся вокруг Полярной звезды, показывали нормальную ориентацию на юг. А на север ориентировались птицы, находившиеся под экспериментальным небом планетария, которое вращалось вокруг звезды Бетельгейзе в созвездии Ориона, видимой наблюдателю в северных широтах в южной части неба. По-видимому, только что оперившиеся птенцы научались узнавать, какая часть неба вращалась меньше всего, и во время миграционного беспокойства ориентировались в противоположном направлении.

Методики условных сердечных рефлексов тоже были использованы для исследования восприятия птицами ночного неба. Получены данные, что кряквы (*Anas platyrhynchos*) научаются распознавать определенные расположения звезд (Wallraff, 1969). Хотя такие картины потенциально сходны по своей информации с картой, имеющиеся пока сведения говорят о том, что звезды используются только как компас (Schmidt-Koenig, 1979).

Поляризованный свет. В нормальном неполяризованном свете световые волны колеблются одинаково во всех плоскостях. В поляризованном свете более сильные колебания распространяются в одной плоскости. При рассеянии неполяризованного солнечного света молекулами атмосферы происходит поляризация, максимальная для света, рассеянного под углом в 90° к солнечным лучам, а это значит, что поляризация распределена в небе определенным образом, причем ее распределение меняется в соответствии с положением солнца.

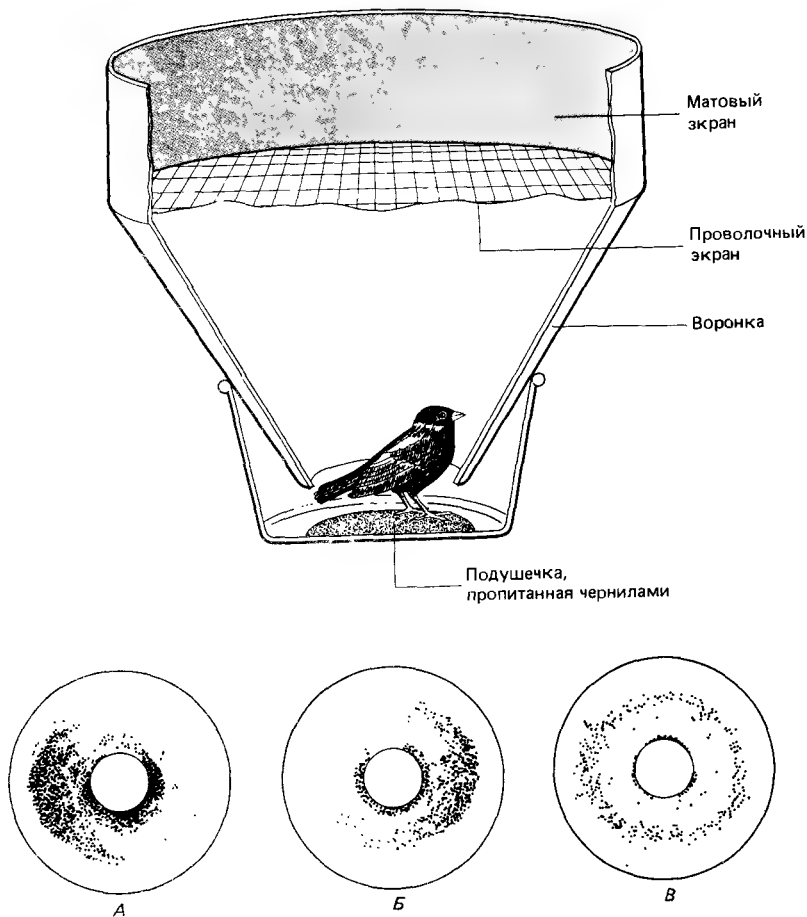


Рис. 14.16. Экспериментальная клетка для измерения миграционного беспокойства. Пытаясь покинуть клетку, птица оставляет чернильные следы на промокающей бумаге, выстилающей воронку. *Внизу*: несколько примеров регистрации. (По Schmidt-Koenig, 1979.)

Было обнаружено (von Frisch, 1967), что ориентация пчел, выражаемая их танцем (см. гл. 23), зависит от положения солнца, даже когда оно скрыто тучами. Оказывается, пчелам достаточно видеть только небольшую часть неба, причем нужная информация соответствует ультрафиолетовой части спектра. При пропускании ультрафиолетового света солнца через поляризующий фильтр ориентация танца пчелы менялась в соответствии с углом поляризации.

Опыты с условными сердечными ре-

флексами (см. рис. 14.14) ясно показывают, что голуби способны воспринимать вращение плоскости поляризации света (Kreithen, Keeton, 1974; Delius et al., 1976), но неизвестно, как они интерпретируют эту информацию. Хотя характер поляризации солнечного света может дать сведения о местоположении солнца даже тогда, когда небо покрыто тучами, по всей вероятности, голуби не пользуются своим солнечным компасом при таких условиях (Schmidt-Koenig, 1979).

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Координация движения подчиняется как центральному, так и периферическому управлению. Периферическое управление преимущественно задано заранее, тогда как центральное может включать в себя обратную связь (замкнутая петля) или же быть предсказующим (незамкнутая петля).
2. Пространственная ориентация простых животных основана на кинезах и таксисах, типы которых зависят от сенсорных способностей животного. Навигация как более сложная форма ориентации требует эквивалентов как карты, так и компаса.
3. Известно, что в навигации участвует множество разных сенсорных модальностей, но не совсем понятно, как координируется информация.

Рекомендуемая литература

- Fraenkel G. S., Gunn D. L.* (1940) *The Orientation of Animals*, Clarendon, Oxford (Dover Books, 1961).
- Schmidt-Koenig K.* (1979) *Avian Orientation and Navigation*, Academic Press, London.

Понятие физиологической стабильности неотделимо от концепции Клода Бернара (Claude Bernard, 1859) о внутренней среде. Он установил, что уровень сахара в крови остается постоянным независимо от того, голодало животное, только что получало мясо или потребляло корм, содержащий сахар. Он постулировал наличие некоторого процесса регуляции и контроля для поддержания постоянства внутренней среды. Он понимал также, что животное, способное регулировать свою внутреннюю среду при колебаниях внешней среды, способно использовать большее разнообразие потенциальных местообитаний.

Животных можно приблизительно разделить на *конформеров*, допускающих влияние на свою внутреннюю среду внешних факторов, и на *регуляторов*, которые удерживают ее в состоянии, в значительной степени независимом от внешних условий. Процессы, посредством которых регуляторы управляют своим внутренним состоянием, объединяются термином *гомеостаз*.

15.1. Гомеостаз

Этот термин впервые был применен американским физиологом Кэнноном (Cannon, 1932), который писал: «Координированные физиологические процессы, которые поддерживают большую часть устойчивых состояний в организме, так сложны и настолько специфичны для живых существ, поскольку могут включать совместную работу головного мозга и нервов, сердца, легких, почек и селезенки, что я предложил специальное название для этих состояний, а именно го-

меостаз». Кэннон рассмотрел ситуацию, в которой сенсорные процессы, следящие за внутренним состоянием организма, вызывают соответствующее действие, как только внутреннее состояние отклонялось от заданного или оптимального. Так, например, когда температура человеческого тела поднимается выше 37 °C, вступают в действие такие охлаждающие механизмы, как прилив крови к коже и потоотделение. Когда температура падает ниже оптимального уровня, включаются согревающие механизмы, например дрожь. Пользуясь множеством таких тонко настроенных механизмов, человек достигает точной терморегуляции и теплового гомеостаза.

Хотя типы регуляторных механизмов, рассмотренные Кэнноном, как теперь известно, широко распространены в животном мире и включают самые разнообразные физиологические процессы, в регуляции внутренней среды участвуют не только они. Так, например, до недавнего времени считали, что животные усиленно пьют при высокой окружающей температуре в результате обезвоживания, которое возникает при таких охлаждающих реакциях, как потоотделение и одышка. Эта точка зрения полностью соответствует изложенной выше теории гомеостаза: испарение воды необходимо для поддержания теплового гомеостаза в жаркой среде, а это нарушает в организме водный баланс, восстановление которого требует усиленного питья. Однако теперь мы знаем, что у таких видов, как крысы и голубы, питье — прямая реакция на температурное изменение, опережающая любое нарушение водного баланса в результате терморегуляции, а не ответ на нарушение,

как считает регуляторная теория (Budgell, 1970a, b). Иными словами, животные пьют, чтобы запастись водой для терморегуляции.

Роль поведения в регуляции внутренней среды значительно отличается у разных видов и зависит от обстоятельств. Питье, например, нужно для поддержания гомеостаза у многих видов, так как физиологические механизмы не могут защитить их от гибели в результате обезвоживания после длительного лишения воды. Но некоторые виды, например монгольская песчанка (*Meriones unguiculatus*) и волнистый попугайчик (*Melopsittacus undulatus*) (Cade, Dybas, 1962), выживают без воды неограниченное время. Благодаря большой эффективности своих сохраняющих воду механизмов они могут жить, пользуясь влагой, содержащейся в поедаемых семенах. Другие виды, например водные, не нуждаются в особом поведении для получения воды, необходимой для поддержания гомеостаза.

Во многих случаях роль поведения в поддержании гомеостаза в норме ничтожна. Однако опыты с хирургическим вмешательством, нарушающим нормальные физиологические механизмы гомеостаза, показывают, что животные часто способны к соответствующему поведению, даже если не пользуются им в обычной жизни. Так, в работе Рихтера (Richter, 1942-1943) показано, что, если нарушить тепловой гомеостаз у крыс, удалив у них щитовидную железу, животные реагируют сооружением более теплых гнезд и другими формами поведенческой терморегуляции, возможными в условиях эксперимента. Точно так же удаление надпочечников, участвующих в поддержании солевого баланса, заставляет крыс предпочитать более соленую пищу и воду.

В других случаях участие в гомеостатических реакциях специальных органов необязательно. Так, крысы, содержащиеся на диете с недостатком витаминов, способны выбирать пищу с нужным их содержанием, хотя и не могут узнавать по вкусу о наличии витаминов в корме. Как будет показано в гл. 18, они способны научиться распознавать пищу, при которой чувствуют себя лучше (Revusky, Garcia,

1970; Rozin, Kalat, 1971). Ясно, что механизмов поддержания внутренней стабильности много и они разные, поэтому неправильно думать, что гомеостаз обязательно предполагает простой регуляторный процесс типа обратной связи. Кроме того, неверно считать, что гомеостаз означает просто постоянство внутренней среды. Между конформерами и регуляторами существует много промежуточных форм, причем вид может быть способен регулировать одну функцию организма и не способен регулировать другие. Это хорошо видно на примере терморегуляции у животных.

15.2. Терморегуляция

Для большинства животных существует оптимальная температура тела, при которой они функционируют наиболее эффективно. Ниже этой температуры их метаболизм постепенно замедляется, мышечная активность уменьшается и животное становится вялым. Выше оптимальной температуры метаболизм быстро усиливается, и для сохранения его нужного уровня могут потребоваться слишком большие затраты. Кроме того, существует верхний температурный предел жизнеспособности организма. Для большинства видов этот предел, по-видимому, близок к 47°C.

Большинство животных способно до некоторой степени влиять на температуру тела с помощью специальных физиологических механизмов или соответствующего поведения. В обоих случаях животному необходимо определять внешнюю температуру, температуру своего тела или обе сразу при помощи различных сенсорных процессов, составляющих так называемую *терморегуляцию* (см. гл. 12).

Метаболические реакции организма непрерывно производят тепло, и чем активнее животное, тем больше образуется у него тепла. Однако иногда в холодной внешней среде калорий, получаемых от нормального метаболизма и активности, недостаточно для противодействия холоду, и тогда животное может производить дополнительное тепло, усиливая метаболизм, и принимать меры, снижающие по-

тери тепла телом. Многие беспозвоночные холоднокровны в том смысле, что температура их тела соответствует температуре окружающей среды. Поскольку интенсивность метаболических реакций определяется температурой, при которой они протекают, такие животные вынуждены снижать активность, когда температура тела падает. Однако у некоторых беспозвоночных, например у мокрицы *Porcellio scaber* и многоножек (Myriapoda), падение температуры стимулирует дополнительную активность, и таким образом они способны поддерживать более высокую температуру тела, чем температура среды. У теплокровных животных образование калорий можно интенсифицировать, усилив мышечную активность, например дрожью, и прямым воздействием тиреоидных гормонов на интенсивность метаболизма. Прием пищи тоже может усиливать образование тепла, так как оно выделяется при пищеварении. В холодных условиях многие животные усиленно потребляют пищу.

Животных, получающих тепло главным образом из внешних источников, например от солнца, обычно называют *экзотермными*, а использующих преимущественно энергию внутренних процессов, — *эндотермными*. Экзотермные животные иногда усиливают свое нагревание солнечными лучами, меняя окраску, поскольку темные объекты поглощают больше лучистой энергии, чем светлые. Некоторые виды ящериц способны менять окраску в соответствии со своими тепловыми потребностями. Например, пустынная игуана *Dipsosaurus dorsalis* имеет темную окраску ранним утром, когда температура тела низкая, но постепенно бледнеет по мере повышения его температуры, достигая средней стадии изменения окраски приблизительно при 40 °C. Подобным же образом некоторые черепахи, чтобы получить больше тепла, выставляют на солнце свои черные лапы.

Метаболические реакции непрерывно генерируют тепло, и животные легко перегреваются, особенно когда они активны. Перегревание также легко наступает в особо жаркой среде или когда нарушено отведение тепла. Поскольку летальная

температура тела у многих животных не намного выше нормальной, охлаждающие механизмы должны быть особенно быстрыми и эффективными.

Тело теряет тепло четырьмя главными способами: проводимостью, конвекцией, излучением и испарением. Проводимость, или теплопроводность, это перенос тепла между областями с различной температурой в твердых и жидких телах. Она может иметь место в тканях организма или между ним и внешним объектом, например почвой. Проводимость может быть снижена теплоизоляцией, создаваемой слоями жира внутри тела, и воздухом, удерживаемым волосным или перьевым покровом на поверхности тела. Конвекция это перенос тепла в текучей среде. Тепло теряется вследствие притока теплой крови из внутренней части тела к более холодным поверхностным тканям. Таким образом, направление кровотока на периферию служит важным средством терморегуляции. *Излучение* это форма передачи тепла, не зависящая от теплоносителя и происходящая даже в вакууме. Потеря тепла при излучении приблизительно пропорциональна разнице температур между животным и средой. За счет излучения тепло и приобретаетс, и теряется, причем окраска животного мало влияет на потерю тепла, но, как было сказано, важна для его приобретения. Так, черные животные поглощают больше солнечного тепла, чем белые, которые сильнее отражают свет. *Испарение* воды с влажных поверхностей тела животного связано с затратой тепла и у многих видов служит важным способом охлаждения.

Разные виды способны регулировать количество отдаваемого тепла этими четырьмя способами в разной степени. Отчасти они регулируют потери тепла за счет проводимости, меняя свою теплоизоляцию. Долговременная регуляция может осуществляться усилением отложения жира и роста шерсти зимой и замедлением этих процессов летом. Кратковременных изменений животные достигают, взъерошивая или укладывая шерсть и перья (рис. 15.1), чем регулируется количество удерживаемого в них воздуха, а также меняя положение тела в зависи-

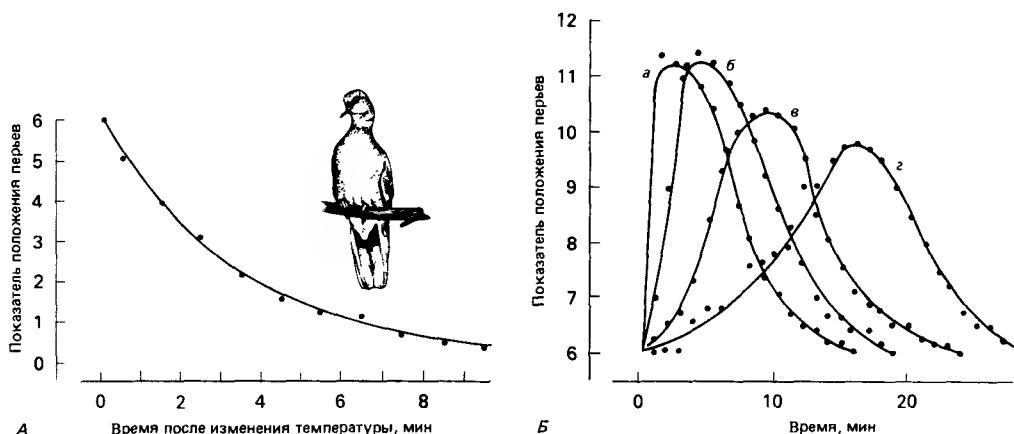


Рис. 15.1. Движение перьев у египетской горлицы (*Streptopelia risoria*) при внезапном повышении окружающей температуры (А) и после выпивания 10 см³ холодной воды (Б). Учитывается среднее положение перьев по всей поверхности тела (см. рис. 22.10). Кривые а, б, в, г – реакции на питье с разной скоростью. (По McFarland, Budgell, 1970.)

мости от погоды. На поверхностную теплоизоляцию влияют ветер и влажность. Влажная шерсть повышает теплопотери за счет проводимости. Когда млекопитающее лежит или сидит на земле, шерсть уплотняется и содержит меньше воздуха. Тепло в этом случае уходит в почву, в особенности если она влажная. Часто можно видеть, как перед дождем коровы опускаются на землю для отдыха, сохраняя при этом тепло, которое было бы потерянным через некоторое время – когда земля станет влажной.

Некоторые животные могут усиливать излучение тепла с помощью поведенческих средств. Так, некоторые манящие крабы (*Uca*), суслики (*Citellus*) и другие роющие животные в жаркую погоду периодически прячутся в своих прохладных норах, где перегретое тело может охлаждаться путем теплоизлучения. Эффективную поверхность тела можно уменьшить, свернувшись клубком или сбившись в кучу с другими особями того же вида, что снижает потери тепла за счет излучения.

Испарение воды через кожу не контролируется у амфибий, рептилий и птиц; у млекопитающих оно регулируется потовыми железами, которыми обладают все высшие млекопитающие, кроме грызунов и зайцеобразных (кроликов). У человека функционирование потовых желез на ла-

донях находится под контролем эмоций, а на остальной поверхности тела они в норме реагируют на терморегуляцию. Потоотделение контролируется терморецепторами в головном мозгу, а не в коже. Так, люди обычно потеют при физической работе, но не обязательно, когда сидят у жаркого огня. Крысы и некоторые другие животные усиливают охлаждающее испарение, увлажняя поверхность тела слюной или смачивая себя водой, как это делают слоны.

Испарение через дыхание у большинства животных до некоторой степени регулируется. Крокодилы, змеи и некоторые ящерицы в жару широко раскрывают пасть. Пустынная игуана *Dipsosaurus* учащает дыхание подобно собаке. Из-за того что животные при респираторном испарении теряют очень много воды, они прибегают к нему только в крайних случаях. Птицы и млекопитающие учащают дыхание, только когда температура тела приближается к летальному уровню. Птицы в полете генерируют много тепла и для рассеяния его используют главным образом респираторное испарение. У верблюда не бывает тепловой одышки, но он охлаждается, излучая тепло ночью. Верблюды запасают не так много воды, чтобы позволить себе тратить ее для охлаждения (рис. 15.2).

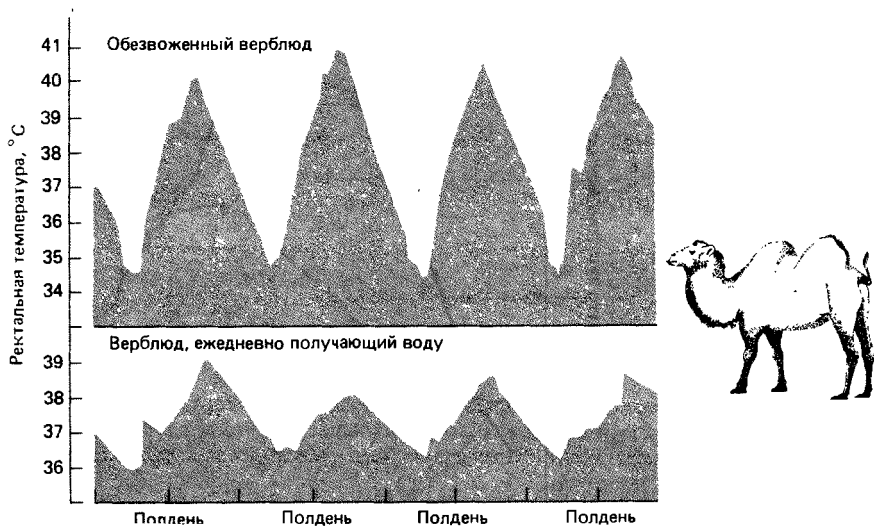


Рис. 15.2. При обезвоживании температура тела у верблюдов днем повышается, так что им приходится тратить воду на терморегуляцию. Холодной пустынной ночью верблюд теряет избыток тепла, накопленный днем. (По Schmidt-Nielsen, 1964.)

Экзотермные животные способны регулировать температуру тела только в ограниченной степени. У амфибий тело остается прохладным благодаря испарению воды с его поверхности. Леопардовая лягушка (*Rana pipiens*) может сохранять температуру тела 36,8 °C при температуре окружающей среды 50 °C. У пресмыкающихся способность к самоохлаждению более ограничена, и они стремятся избегать очень жарких мест. Намибская песчаная ящерица (*Aporosaura anchietae*) зарывается в песок, когда полуденная температура превышает 40 °C (рис. 15.3).

Истинным тепловым гомеостазом обладают птицы и млекопитающие, которые являются эндотермными, способными сохранять постоянную температуру тела, несмотря на флуктуации окружающей температуры. Высокая интенсивность их метаболизма создает внутренний источник тепла, а покровы препятствуют его неконтролируемому рассеянию. У птиц и млекопитающих температура тела обычно выше окружающей. Головной мозг получает информацию о температуре тела и может контролировать механизмы согревания и охлаждения. Когда температура мозга становится слишком высокой, активируются механизмы ох-

лаждения, а если она падает слишком низко, теплопотери уменьшаются и вступают в действие механизмы согревания. Этот принцип обратной связи такой же, как у термостагически регулируемого электрического нагревателя (рис. 15.4).

Тонкий контроль температуры тела происходит у человека с его системой раннего предупреждения, состоящей из множества терморецепторов в коже. На основе получаемой от них информации люди способны принимать предварительные меры, не допуская излишних колебаний температуры тела. Контролируемые изменения температуры у птиц и млекопитающих все же происходят, часто в зависимости от времени суток. У человека средняя температура тела равна 36,7 °C рано утром и 37,5 °C в конце дня. Многие эндотермные животные допускают некоторые колебания внутренней температуры, вероятно, ради сохранения энергии.

15.3. Водный баланс

Все животные нуждаются в воде для поддержания метаболических процессов. Они постоянно теряют воду множеством разных способов, включая экскрецию и

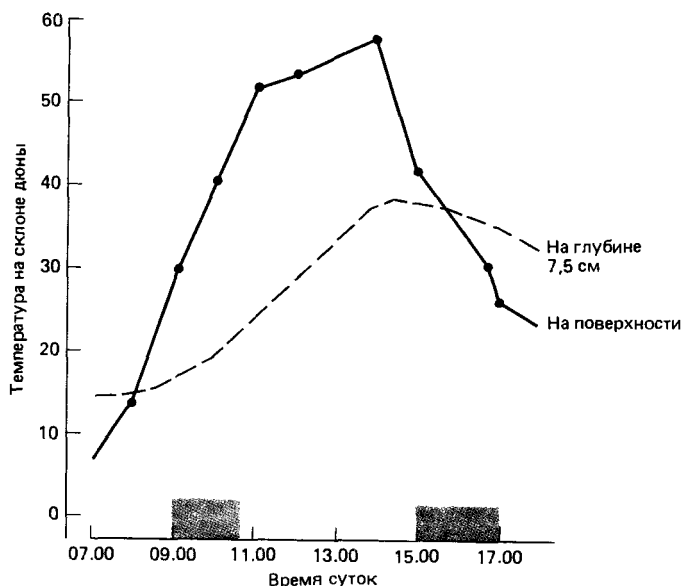
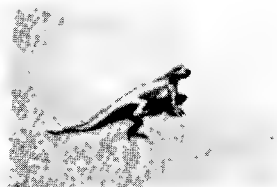


Рис. 15.3. Ящерица *Aporosaura* живет на песчаных дюнах, на поверхности которых температура заметно колеблется. При слишком низкой или слишком высокой температуре ящерица зарывается в песок. Обычно это означает один период активности на поверхности утром и еще один после полудня. Активные периоды обозначены серыми прямоугольниками. (Louw, Holm, 1972; фотография Gideon Louw.)

испарение с поверхности тела. Вода в теле беспозвоночных распределена между различными компартментами (рис. 15.5). Потери происходят из кровеносных сосудов. Например, в легких вода теряется за счет испарения. Они пронизаны густой сетью капилляров, а газообмен происходит через тонкие мембраны, смоченные плазмой, в которой растворяются газы. Выдыхаемый воздух почти всегда содержит воды больше, чем вдыхаемый, и эта вода поступает из сосудистого русла. Как уже говорилось, у многих животных испарение при дыхании — существенный способ охлаждения; в частности, для птиц оно очень важно во время полета. Терморегуляция, при которой происходит пототделение или смачивание тела слюной, тоже требует расхода воды.

Почки фильтруют плазму крови, удаляют из нее ненужные вещества и выделяют их с мочой. Следовательно, потеря некоторого количества воды при экскреции неизбежна, но, как мы увидим, здесь возможна также известная экономия. Вода теряется также во время де-

фекации, но при дефиците воды многие животные реабсорбируют воду из тонкого кишечника и выделяют очень сухой кал. Потеря воды из кровеносных сосудов приводит ее к некоторому перераспределению между всеми компартментами тела, но в конечном счете недостающая вода должна быть возмещена.

Большинство животных получают воду во время питья, но амфибии и некоторые насекомые поглощают ее кожей. Ряд животных, особенно редко встречающихся воду, способны выпивать ее в огромных количествах. В то время как человек при сильной жажде может выпить один литр воды за минуту и, возможно, три литра за десять минут, один верблюд-самец массой 352 кг выпил 104 л за один прием. Попадая в рот, вода затем проходит через пищевод в желудок и дальше в кишечник. Отсюда она может попасть в кровь посредством осмоса. Если концентрация солей в жидкости кишечника ниже, чем в крови, вода проникнет в кровь. Но если эта концентрация выше (например, после приема соленой пищи или воды), вода

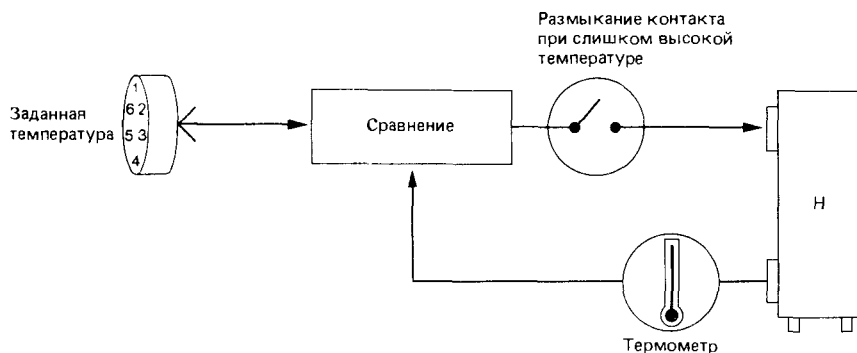


Рис. 15.4. Принцип обратной связи, действующий в простом термостатическом электронатеревателе. Когда температура достигает заданного уровня, контакт прерывается, нагреватель выключается и температура падает. Когда она упадет ниже заданного уровня, нагреватель снова включится.

может мигрировать в обратном направлении и в сосудах наступит временное обезвоживание.

Выход воды из кровеносных сосудов приводит к изменению концентрации солей во внеклеточном компартменте, что вызывает некоторое перераспределение воды между ним и клетками; в результате клетки частично обезвоживаются и сморщиваются. Эти изменения обнаруживаются специальными клетками в головном мозгу, называемыми *осморорецепторами*. Чувствительны ли осморорецепторы к изменениям во внеклеточной жидкости или реагируют на свое собственное сморщивание при дегидратации, пока не ясно (см.

обзор этого вопроса Toates, 1980). Известно, что они находятся в гипоталамической области мозга, и их стимуляция оказывает два главных действия: усиленный поиск воды для питья и активацию разных механизмов ее сохранения.

В гипоталамусе находятся осморорецепторы, которые контролируют выделение антидиуретического гормона из расположенного непосредственно под ним гипофиза (рис. 15.6). Присутствие антидиуретического гормона в кровотоке ведет к понижению количества и повышению концентрации мочи, выделяемой почками. Повреждение гипофиза или связанных с ним областей гипоталамуса вызывает не-

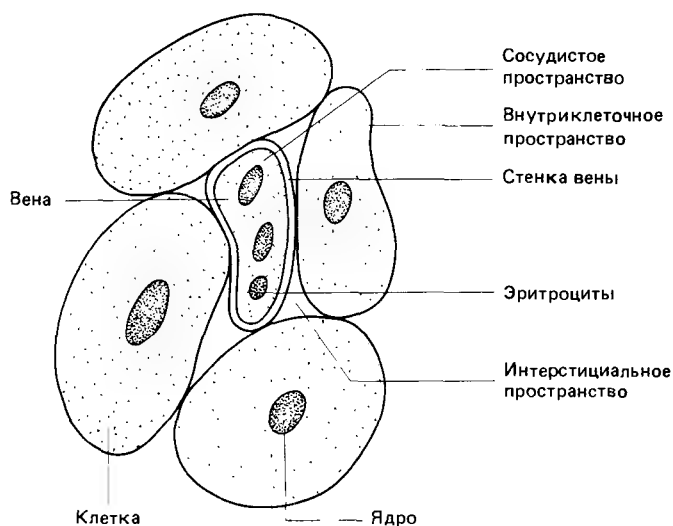
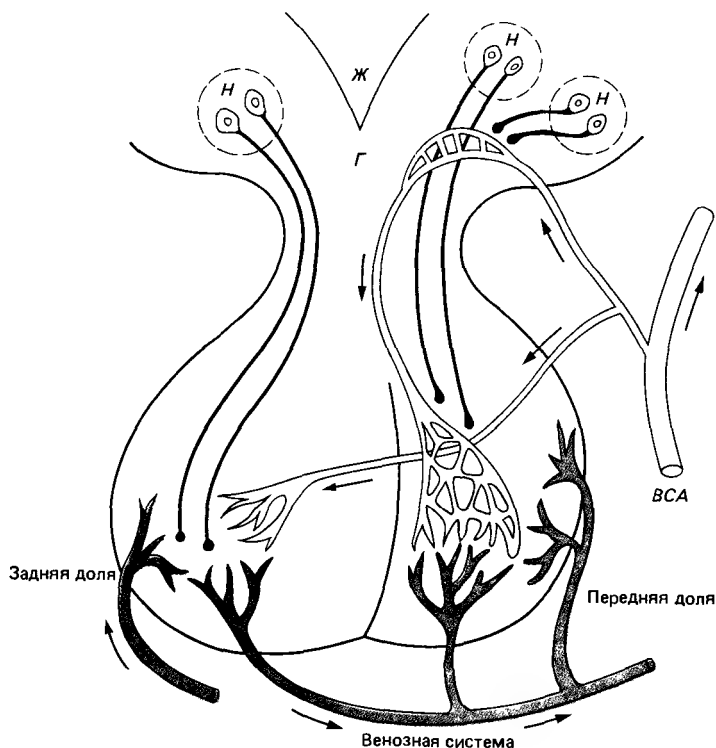


Рис. 15.5. Распределение воды между внутриклеточным и внеклеточным компартментами тела. Внеклеточный компартмент включает сосудистое и интерстициальное пространства.

Рис. 15.6. Схема строения гипофиза человека. Гипоталамус (*Г*) снабжается кровью из внутренних сонных артерий (*ВСА*), которые снабжают также переднюю и заднюю доли гипофиза. Нейросекреторные нейроны (*Н*), тела которых лежат в гипоталамусе, секретируют гормоны в венозную систему. *Ж* третий желудочек головного мозга. (По Wilson, 1979.)



сахарный диабет, к симптомам которого относятся чрезмерное мочеотделение и вследствие этого жажда. Таким образом, антидиуретический гормон играет важную роль в сохранении воды.

К другим сохраняющим воду механизмам относятся повышение ее реабсорбции в тонком кишечнике—а следовательно, меньшая потеря с калом—и уменьшение количества поедаемой пищи. Из-за того что непереваренные остатки пищи и отходы метаболизма должны быть выведены, некоторая потеря воды неизбежна, но ее можно снизить, уменьшив количество потребляемой пищи. Лабораторные исследования показывают, что потери воды у голубей, лишенных корма, составляют лишь четверть нормального уровня (McFarland, Wright, 1969). Кроме того, по некоторым данным, голуби могут контролировать потери воды при дыхании (Wright, McFarland, 1969). Потерю воды на терморегуляцию иногда можно снизить определенным поведением—поисками прохладного места и снижением теплопродукции, вызываемой физической на-

грузкой и потреблением пищи. Когда верблюду не хватает воды, он дает температуре тела повыситься и днем сохраняет тепло в жировых тканях горба. Во время холодной ночи в пустыне это тепло излучается без всякой потери воды. В противоположность распространенному мнению верблюды не хранят в горбах воду, хотя при метаболизме жировой ткани, разумеется, выделяется некоторое количество воды (Schmidt-Nielsen, 1964).

Животные обезвоживаются не только вследствие дегидратации клеток, но и за счет уменьшения объема внеклеточной жидкости. Геморрагия и другие формы кровопотерь не меняют осмотического баланса, но утраченная жидкость должна быть возмещена. Для обнаружения такой потери у животных имеются разные механизмы. В ответ на снижение объема крови, протекающей через почки, вырабатывается гормон *ренин*. Он поступает в кровь и там стимулирует синтез другого гормона—*ангиотензина*, который оказывает два основных действия: во-первых, поддерживает нормальное кровяное дав-



Рис. 15.7. Внеклеточная жажда. Гиповолемия (потеря внеклеточного объема), обнаруживаемая рецепторами кровяного давления, вызывает секрецию ренина окологломерулярными клетками (ОК). Ренин превращается в ангиотензин, который стимулирует питье. (По Fitzsimons, 1971.)

ление – а следовательно, регулирует кровообращение, во-вторых, служит мощным возбудителем жажды (животные, получившие ничтожные количества ангиотензина, прерывают любую свою деятельность и ищут воду (Fitzsimons, 1976)). Главные компоненты сложных механизмов внеклеточной регуляции жажды показаны на рис. 15.7.

Поддержание водного баланса тесно связано с терморегуляцией и питанием. Многие животные при обезвоживании сильно снижают потребление пищи, что очень способствует сохранению воды, так как принятие пищи, как мы видели, обычно вызывает значительную потерю воды путем экскреции. Основные механизмы сохранения воды показаны на рис. 15.8. Важно иметь в виду, что способ ее сохранения некоторым образом невыгоден для животного. Он может мешать нормальной терморегуляции или снижать поступление энергии. Различные механизмы по-разному важны для разных видов, что зависит от нормальных экологических условий жизни животного. Так, верблюд, чтобы сохранить воду, жертвует постоянной температурой тела, а голубь отказывается от еды, чтобы эта температура поддерживалась примерно на одном уровне (см. рис. 15.2).

На первый взгляд система регуляции водного баланса служит наглядным примером гомеостаза: животное обнаруживает отклонения от нормальных количеств (объема) и концентрации (осмолярности) внеклеточной воды и принимает меры для исправления положения, поглощая воду или снижая ее потери посредством тех или иных механизмов. Однако ситуация не так проста из-за взаимодействия с другими системами. Например, часто животное пьет, когда оно не обезвожено.

15.4. Энергия и питательные вещества

Животные нуждаются в пище, в результате переваривания которой они получают определенные специфические питательные вещества и витамины для роста и восстановления тканей, а также для борьбы с паразитами и болезнетворными организмами.

Клетки тела получают энергию главным образом в форме глюкозы, растворенной во внеклеточной жидкости. В процессе метаболизма эта энергия высвобождается в клетке наряду с водой, двуокисью углерода и теплотой в качестве побочных продуктов. Глюкоза попадает во внеклеточную жидкость либо непо-



Рис. 15.8. Механизмы сохранения воды, действующие, когда питье невозможно. При усилении жажды антидиуретические гормоны гипофиза вызывают удержание воды в почках, и с мочой ее теряется меньше. Другой важный способ сохранения воды — уменьшение потребления пищи, так как ее переваривание и дефекация в норме связаны с потерей воды.

средственно из переваренной пищи, либо из печени, в которой запасается в виде гликогена.

Клетки тела получают энергию также при окислении жирных кислот. Исключение составляют нервные клетки, поскольку они могут использовать только глюкозу. Для того чтобы обеспечить достаточное количество энергии клеткам нервной системы, необходимо, чтобы уровень глюкозы в крови сохранялся примерно на одном уровне. Доступность глюкозы для клеток регулируется гормоном *инсулином*. Нервные клетки могут поглощать глюкозу и в отсутствие инсулина, но другим клеткам инсулин требуется для транспорта глюкозы через наружную мембрану. При недостатке глюкозы, например при голодании, уровень инсулина в крови падает настолько, что глюкоза становится доступной только нервным клеткам, а другие получают энергию за счет окисления жирных кислот. При воздержании от пищи глюкоза поступает из резервов организма, к которым относятся запасы гликогена в печени и мышцах, запасы жира в разных частях тела и, как последнее средство, белок мышц и других тканей. Жир расщепляется на глицерол и жирные кислоты, а глицерол в печени превращается в глюкозу. Белок расщепляется до аминокислот, из которых также в печени образуется некоторое количество

глюкозы. Источники энергии при голодании представлены на рис. 15.9.

Другим главным источником энергии служит пища. Виды животных сильно различаются по количеству и типам необходимого им корма. Мелкие животные с интенсивным метаболизмом, например певчие птицы (*Passeriformes*), не получая пищу, начинают быстро ощущать недостаток энергии. Для сохранения массы тела и нормальной активности большая синица (*Parus major*) должна питаться каждые несколько минут. Ночью, когда это невозможно, некоторые птицы цепенеют, снижая температуру тела и сохраняя тем самым энергию. Другие животные могут использовать энергетические резервы и долгое время обходиться без пищи. Например, высиживающая птенцов кустарниковая курица (*Gallus*) не питается много дней и ест мало, даже если корм положен около гнезда (Sherry et al. 1980). Животные с метаболизмом, замедляющимся при низких температурах, — рыбы, пресмыкающиеся и млекопитающие во время зимней спячки могут неделями не потреблять пищи.

Попавшая в рот пища или тут же запасается (в зобе голубей, зачечных мешках хомяков и т. д.), или переходит в желудок и кишечник и переваривается. Ферменты в пищеварительном тракте расщепляют пищевые вещества до их основ-

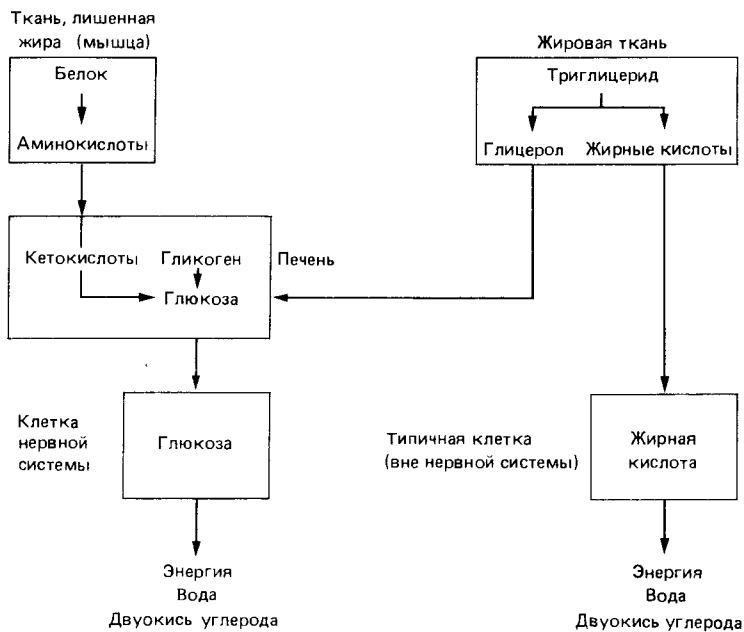


Рис. 15.9. Основные источники энергии, доступные во время голодания (По Toates, 1980.)

ных компонентов. Так, липаза разлагает молекулы жира на глицерол и жирные кислоты, а трипсин и химотрипсин расщепляют специфические аминокислотные связи в белках. Процесс пищеварения и участвующие в нем ферменты значительно различаются у разных видов животных. У одних, например у плоского червя планарии, полный пищеварительный тракт отсутствует, у других, в частности у травоядных позвоночных, очень сложные пищеварительные системы позволяют справляться с растительными материалами типа клетчатки, которую другие животные переваривать не в состоянии. Продукты переваривания переходят в кровоток отчасти за счет диффузии, а отчасти за счет активного транспорта через кишечную стенку.

Процесс переваривания и характер питания часто тесно связаны. Многие животные изменяют потребление пищи в зависимости от питательной ценности продуктов пищеварения. В регуляции этого типа участвует много механизмов, из которых самый простой состоит в прямом обнаружении вещества, как это предположительно происходит с ионами натрия. Высокое и достаточно постоянное его содержание в жидкостях организма

жизненно важно. Натрий участвует во многих фундаментальных физиологических процессах, включая распространение нервных импульсов (см. гл. 11). В природе он доступен для животных в виде хлористого натрия (поваренной соли), но встречается нечасто. Поэтому неудивительно, что животные должны обладать специальной тягой к натрию. Они обнаруживают его в пище двумя главными способами. Во-первых, для большинства позвоночных поваренная соль обладает выраженным вкусом (см. разд. 12.1). Во-вторых, натрий оказывает сильное действие на жидкую среду организма, как было указано выше, и его дефицит приводит к секреции гормона альдостерона из коры надпочечников, который вызывает реабсорбцию натрия из мочи, образующейся в почках.

Тяга к натрию, по-видимому, является врожденной, но многие животные хорошо научаются распознавать и запоминать места, где находятся его источники. Так, например, крысам можно предоставить выбор между пресной и соленой водой в качестве награды в лабиринте. Крысы, которым не давали пить, научались оказывать предпочтение тому месту в лабиринте, где была пресная вода. Если тех

же крыс затем лишали не воды, а натрия, они немедленно переключались на соленую воду, т.е. они запоминали, где находится натрий, несмотря на то, что пробовавали его, когда, испытывая жажду, отвергали соленую воду (Kriekhaus, 1970).

Животные не способны обнаруживать непосредственно многие необходимые витамины и минеральные вещества по вкусу и не чувствуют изменения их уровня в крови. Тем не менее при их недостатке животные начинают заметно предпочитать пищу, содержащую такие вещества. Долгие годы этот специфический голод был своего рода загадкой для ученых, которые пытались объяснить, откуда животное знает, какая пища содержит полезный для него ингредиент. В медицинской литературе имеются также сообщения о детях, которые едят уголь и другие необычные вещества. Такие привычки объяснялись недостатком в пище определенных элементов, например кобальта, но как ребенок узнает, что надо есть, остается непонятным.

Крысы с дефицитом тиамина сразу же оказывают предпочтение новой пище, даже если в ней нет тиамина, а в прежнюю он добавляется (Rodgers, Rozin, 1966). Предпочтение это сохраняется недолго, но, если потребление новой пищи сопровождается устранением дефицита, животное быстро научается предпочитать ее. Такое быстрое научение на основе физиологических последствий поедания позволяет крысе пробовать новые источники пищи и таким образом находить пищу, содержащую требуемые ингредиенты. Подробное изучение пищевого поведения крыс показывает, что в норме они стремятся избегать нового корма или поедают его совсем мало за один прием. Промежутки между едой достаточно велики для того, чтобы животное могло оценить последствия потребления новой пищи. Ученые обнаружили также, что у крысы во время еды некоторая часть пищи быстро переходит из желудка в кишечник, минуя ранее заглоченный корм, который все еще находится в желудке (рис. 15.10). Таким образом крыса может оценить особенности пищи, проглоченной позднее (Wierkema et al., 1972).



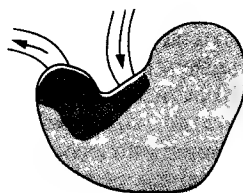
Крыса 6



Крыса 18



Крыса 9



Крыса 4

Рис. 15.10. Желудки крыс; видно распределение пищи синего цвета (темные участки), съеденной после неокрашенной пищи. (По Wierkema et al., 1972.)

Специалисты считают (Rozin, Kalat, 1971; Rozin, 1976a), что безвитаминовая пища подобна яду замедленного действия. Было отмечено (Rozin, 1967), что крысы, не получающие тиамина, отказываются от привычной пищи, но жадно поедают новый корм, тоже лишенный ти-

амин. Отвращение к обычной еде сохранялось даже после того, как дефицит был устранен. Крысы, отравившиеся ядовитой пищей, тоже отказываются от нее и проявляют повышенный интерес к новым видам корма. Таким образом, реакция крысы на неполноценную пищу и ее поведение по отношению к токсичному корму очень близки. Этот вопрос будет рассмотрен в гл. 18.

Пищевые потребности животного многочисленны и разнообразны. У крысы они включают воду, девять незаменимых аминокислот, несколько жирных кислот и по меньшей мере 10 витаминов и 13 минеральных веществ (Rozin, 1976). Несмотря на множество научных работ, вопрос о том, какие физиологические процессы инициируют еду, до некоторой степени еще не решен. Кэннон (Cannon, 1932) полагал, что это зависит от сокращений желудка и других периферических факторов. Однако после перерезки нервов, идущих от желудка, или удаления желудка по медицинским показаниям пищевое поведение человека почти не меняется. Согласно некоторым теориям, рецепторы в головном мозгу чувствительны к присутствию питательных веществ в крови. Такие вещества, как глюкоза, аминокислоты или жиры, могут служить показателями потребности в определенной пище. Уровень глюкозы в крови повышается во время переваривания, но он меняется и в других условиях, например при активации вегетативной нервной системы или в предвкушении еды. Высказывалось мнение (Maier, 1967), что головной мозг реагирует скорее на *недостаток* глюкозы, чем на ее *наличие* (аналогичные механизмы см. Toates, 1980). Это предположение подтверждается недавно полученными данными, но они еще недостаточно убедительны.

Некоторые ученые сомневаются в том, что для возникновения чувства голода первостепенное значение имеет прямое слежение за уровнем питательных веществ в организме. Хотя способность животных реагировать на избыток или дефицит определенных компонентов пищи позволяет думать именно о прямом контроле и регуляции, возможны и другие

механизмы. Животные, испытывающие недостаток какого-либо вещества, стремятся пробовать разнообразную пищу и быстро научаются выбирать то, что им нужно. Имеющиеся данные говорят, что такое научение основано на различении патологического и нормального состояния в целом, а не на опущении определенного дефицита (Rozin, Kalat, 1971; Rozin, 1976a). Было показано (Richter, 1943, 1955), что крысы, которым предоставлен большой выбор очищенных питательных веществ, сами составляют из них хорошо сбалансированный рацион.

Откуда крыса знает, какую пищу выбрать в данное время? Несомненно, что за поступлением некоторых составных частей рациона водой, натрием и, возможно, глюкозой следят вкус и сенсорные процессы в мозгу, которые регистрируют присутствие каждого из этих веществ в крови. Наличие других компонентов пищи, в частности витаминов и минеральных солей, непосредственно контролировать нельзя. Животное учится тому, что ему есть, чтобы не заболеть. Как это происходит, будет рассмотрено в гл. 18. В отношении аминокислот и жиров положение остается неясным. Высказано предположение о прямом слежении за этими веществами и их гомеостатическом контроле (подробнее см. Booth, 1978), но соответствующих данных недостаточно.

15.5. Мотивационные системы

Требования гомеостаза, как мы видели, ставят определенные задачи перед поведением животных. В каждый данный момент животное должно оценивать свое внутреннее состояние, добавлять к этому свои знания о вероятных будущих нуждах и о тех новых нуждах, которые возникнут в ходе той или иной деятельности, и затем выбирать, что делать дальше.

Традиционное понимание мотивации основано на принципе простой обратной связи. Изменение во внутреннем состоянии животного воспринимается головным мозгом и побуждает к определенному поведению (создает драйв). Такое поведение бывает *аппетитивным* и *консумматорным*. *Аппетитивное* поведение включает в

себя поиск подходящих внешних стимулов; когда они найдены, наступает *консумматорная активность*, например потребление пищи или воды. Консумматорное поведение ведет к снижению драйва — или непосредственно, или путем уменьшения внутренних или внешних стимулов, которые его вызвали. Тогда консумматорное поведение также прекращается. Например, обезвоживание тканей тела ощущается головным мозгом и приводит к возникновению драйва жажды; он побуждает животное искать воду (аппетитивное поведение); когда вода найдена, животное пьет (консумматорное поведение). Питье может снизить жажду непосредственно, т.е. через кратковременные механизмы насыщения, такие, как ощущение воды во рту или тяжесть от воды в кишечнике (Rolls, Rolls, 1982). Кратковременные механизмы насыщения дополняются или обходятся у некоторых видов животных (Rolls, Rolls, 1982) поступлением воды в кровоток, что ослабляет дегидратацию, вызвавшую драйв жажды. Таким образом, животное перестает пить или под действием кратковременных механизмов насыщения, или благодаря тому, что состояние его водного баланса больше не вызывает жажды.

Термин драйв введен Вудвортом (Woodworth, 1918) как альтернатива выдвинутому Мак-Дугаллом (McDougall, 1908) понятию *инстинкта* (см. гл. 20). Вудворт различал в мотивации способность возбуждать энергию (*драйв*) и *направлять* деятельность. *Первичные* драйвы возникают из потребностей тканей, а *вторичные* из приобретенных навыков. Сходные представления о драйве развивали первые этологи. Например, Лоренц (Lorenz, 1950) излагает этологическую концепцию в виде трех последовательных процессов: 1) накопление специфической для данного действия энергии, вызывающее аппетитивное действие; 2) аппетитивное поведение, направленное на достижение стимульной ситуации, которая активирует врожденный запускающий механизм, и 3) приведение в действие запускающего механизма и ряд эндогенной активности в консумматорном действии. Лоренц постулировал, что «некоторый вид энергии, специфич-

ный для определенной активности, сохраняется, пока эта активность не наступила, и потребляется при ее осуществлении».

Основную идею драйва как побуждения к определенным действиям разделяли этологи и разные школы психологии животных в США. В течение 50 лет со времени его возникновения понятие драйва неоднократно обсуждалось и анализировалось на квазифилософском уровне. Споры шли вокруг вопросов: присуща ли драйвам целенаправленность (Thorpe, 1956; Peters, 1958), общий или специфический у них характер (см. Hinde, 1970; Bolles, 1967), можно ли считать, что драйв обеспечивает поведение энергией (Bolles, 1967; McFarland, 1971). В последние годы возникла тенденция отказаться от концепции драйва по причинам, изложенным ниже.

Классический взгляд на голод и жажду как на гомеостатические драйвы предполагает, что потребление пищи и воды ответ на обнаруженные изменения в физиологическом состоянии животного. Считается, что эти действия управляются отрицательной обратной связью, потому что они служат уменьшению физиологических отклонений, вызвавших такое поведение. Однако прием пищи и воды не только ответ на физиологические изменения, но часто и предварение их. У многих животных имеется определенный «режим» питания, повторяемый при постоянных условиях ежедневно. Как люди испытывают чувство голода в определенные часы, так и у животных стремление к принятию пищи может определяться временем суток. Когда внешняя среда в разные дни мало меняется, у животных быстро устанавливается суточный порядок активности, и они едят в определенные часы даже при постоянном наличии пищи. Физиологические процессы могут подстраиваться к этому порядку. У человека, например, печень может прекратить мобилизацию гликогена как раз перед едой. Это ведет к падению уровня сахара в крови «в предчувствии» его повышения после переваривания пищи. Опыты показали, что такие физиологические приспособления могут вырабатываться условно-рефлекторно применительно ко времени дня.

Мы видели, как отдаленные последствия принятия пищи приводят к усилению жажды. Многие животные пьют не от такой жажды, а заранее, тем самым предотвращая обезвоживающее действие приема пищи (Fitzsimons, Le Magnen, 1969). Подобным же образом, как уже говорилось, терморегуляция часто связана с потерей воды, но некоторые животные пьют не в ответ на вызванную ею дегидратацию, а заранее, запасая в результате воду для регуляции температуры тела (McFarland, 1970a). Так, было обнаружено (Budgell, 1970a), что египетские горлицы (*Streptopelia risoria*), не получавшие воды в течение двух дней при разных температурах, выпивали одно и то же количество воды в экспериментальной камере при температуре 20°C. Однако горлицы, лишенные воды в течение двух дней при одной и той же температуре (20°C), затем выпивали разные ее количества при разных температурах (рис. 15.11). Аналогичные результаты, полученные на крысах (Budgell, 1970), показывают, что эти животные пьют, непосредственно реагируя на изменения температуры среды, еще до наступления какой-либо тепловой дегидратации. Термин *предваряющая связь* применим к ситуациям, когда последствия поведения, вызываемого обратной связью, предвосхищаются и принимаются соответствующие меры по предотвращению физиологических отклонений (McFarland, 1971; Toates, 1980).

Причины какой-либо активности и ее физиологические последствия не всегда однозначно соответствуют друг другу. В некоторых случаях, например при поведенческой терморегуляции, активность животного может приводить лишь к изменению температуры тела. Но чаще поведение животного сказывается на его состоянии разносторонне. Так, принятие пищи изменит множество физиологических процессов в зависимости от состава поедаемых продуктов. Последствия такого поведения называют амбивалентными.

Мы с Сибли (Sibly) показали в 1972 г., что для уравнивания амбивалентных последствий поведения животные должны быть способны к адаптивному контролю, меняющему свойства их регуляторных

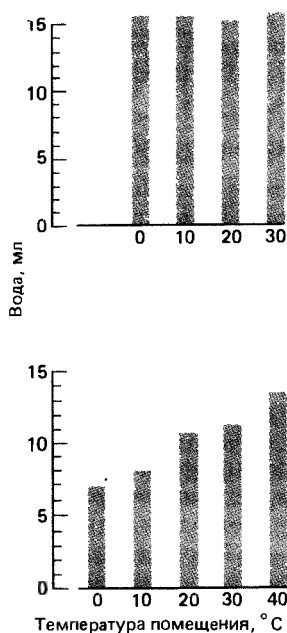


Рис. 15.11. Действие температуры в помещении на питье у горлиц. *Вверх:* влияние температуры во время лишения воды на последующее питье. *Вниз:* влияние температуры во время питья. (Данные Budgell, 1970a.)

механизмов в соответствии с условиями среды. Известно много примеров такого адаптивного контроля. Так, я обнаружил (McFarland, 1971), что горлицы научались изменять свою оценку ближайшего гидратирующего действия выпиваемой воды после испытанных ими переходов с чистой воды на соленую, и наоборот. Мы уже видели, как крысы научаются избегать определенную пищу или выбирать ее на основе физиологических последствий, наступающих через несколько часов после еды (см. также гл. 18). Было показано (Richter, 1943), что после хирургического удаления определенных физиологических регуляторов животные стараются поддерживать гомеостаз с помощью поведенческих реакций. Такого рода компенсаторному поведению научались крысы, помещенные в подходящую среду после удаления надпочечников, щитовидной, паращитовидной и поджелудочной желез. Иными словами, животные, лишенные физиологической регуляции, обращались к вспомогательным средствам.

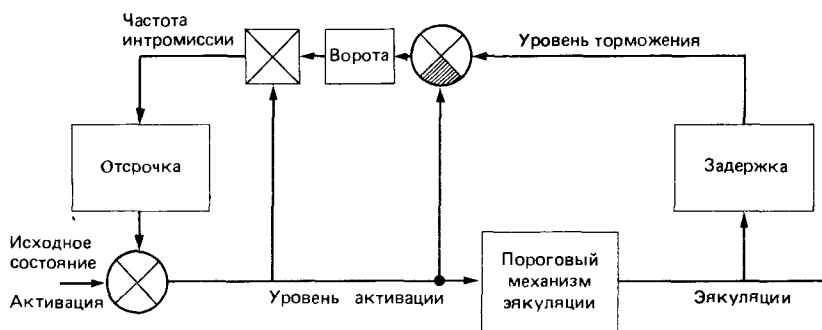


Рис. 15.12. Эта модель регуляции брачного поведения у самцов крыс в принципе мало отличается от моделей, предложенных для регуляции еды или питья. (По McFarland, Nunez, 1978.)

Чтобы понять физиологические и поведенческие механизмы гомеостаза, недостаточно представлений о простой отрицательной обратной связи. Поддержание физиологического состояния в узких пределах достигается сочетанием отрицательной обратной связи, предваряющей связи и адаптивного контроля.

Традиционно различались гомеостатические стороны поведения — питание, питье и терморегуляция и негомеостатические виды активности, например агрессия и половое поведение. В последние годы правомерность такого деления оспаривается (см., например, Hogan, 1980; Davis, 1980). Регуляция полового поведения в своей основе не отличается от регуляции питания или питья (McFarland, Nunez, 1978; Toates, 1980). Принципы контроля в целом одинаковы и могут быть представлены моделями, использующими одни и те же термины и представления (рис. 15.12).

Физиологические процессы, определяющие поведение, находятся в сложном взаимодействии. В возникновении, поддержании и прекращении простой на первый взгляд активности (например, питья) может участвовать несколько разных факторов (Rolls, Rolls, 1982). При питании ситуация гораздо сложнее (Booth, 1978). Чтобы разобраться в этой сложности, ученые, изучающие поведение, обратились к применяемым инженерами для описания и анализа сложных машин методам теории систем управления. Создав количественные модели различных ком-

понентов системы (например, управляющей питьем), можно получить ее компьютерную имитационную модель как целого. Такая модель может служить для количественных предсказаний, проверяемых опытами, причем результаты этих опытов используются для уточнения гипотез и создания на этой основе все более совершенных моделей. Теория систем управления применима к разным типам поведения, в том числе к питанию, питью, терморегуляции и половому поведению (McFarland, 1971, 1974; Booth, 1978; Toates, 1975, 1980).

По сравнению с точностью и строгостью теории систем управления концепция драйва расплывчата и запутанна. Кроме того, новый подход вскрыл концептуальные проблемы, которые наглядно демонстрируют нежизнеспособность понятия драйва. Две такие проблемы были точно указаны Хайндом (Hinde, 1959, 1960), но необходимые для рассмотрения их следствий теоретические представления тогда еще не были приняты в области поведения животных. Одна из ошибок (Hinde, 1959) состоит в том, что драйвы можно рассматривать как однозначные переменные величины. Думая о драйве голода, мы представляем себе величину, измеримую по одной шкале. Так, мы думаем, что животное слегка или же сильно голодно. Но, как уже говорилось, голод имеет много аспектов. Животное может испытывать специфический голод в отношении, скажем, соли или тиамина. У него может быть недостаток белка или

легкодоступной энергии. Эти особенности могут влиять на пищевое поведение, поэтому неправильно говорить о голоде как об одномерной переменной. Альтернативная формулировка (McFarland, Sibly, 1972) представляет голод и другие так называемые драйвы как векторы. Такой подход послужил основой для изображения мотивационных систем в виде пространственных моделей, к чему мы вернемся ниже.

Вторая ошибка (Hinde, 1960) представление о драйве как об источнике энергии для поведения. Хотя эта точка зрения была очень влиятельна в психологии и этологии, она создает трудности, как только вопрос выходит за рамки общей аналогии. Многие прежние психологи механистического направления основывали свои взгляды на неприменимых в данном случае физических понятиях силы, мощности и энергии. Как и первые этологи, они приравнивали драйвы к энергии (см. выше), считая, что некая мотивационная энергия накапливается при пищевой, питьевой, половой депривации и что эта энергия, или драйв, определяет интенсивность последующего поведения. Основная трудность здесь состоит в том, что энергия в физическом смысле представляет собой способность и сама по себе не может быть причиной действия (см. McFarland, 1971). Исходя из неверных аналогий, теории драйва стали неприменимыми и противоречивыми (Bolles, 1967).

Третья важная проблема, связанная с понятием драйва, возникла при попытках классификации. Некоторые психологи стремились выделить драйв для каждого вида поведения; этот подход присущ ранним этологическим теориям. Так, можно было бы постулировать сексуальный драйв, определяющий половую энергию, но можно и разделить его на драйв ухаживания, драйв спаривания и драйв эякуляции. Возникает вопрос: сколько должно быть драйвов? Часть психологов высказывалась в пользу единого общего драйва, но и это предложение оказалось неудовлетворительным (Hinde, 1970; Bolles, 1967). Если же отказаться от понятия драйва и сосредоточить внимание на изменениях мотивационного состояния, ле-

жащих в основе поведения, то можно перейти к выявлению связанных с этим факторов (McFarland, 1974).

15.6. Мотивационное состояние

В любой данный момент животное находится в определенном физиологическом состоянии, за которым следит головной мозг. Наблюдаемое поведение определяется мозгом в соответствии с этим состоянием и с воспринимаемыми животным внешними стимулами. Это одновременно физиологическое и перцептивное состояние представлено в головном мозгу так называемым «мотивационным состоянием» животного. Оно включает факторы, вызывающие как начало деятельности, так и поведение животного в данный момент. Таким образом, оно принципиально отлично от прежнего понятия драйва, которому пришло на смену.

Физиологическое состояние животного может быть представлено точкой в физиологическом пространстве. Осями координат здесь служат важные физиологические переменные (например, температура), а границей – пределы устойчивости вида по этим переменным. Подобным же образом мотивационное состояние животного может быть представлено точкой в мотивационном пространстве. Координатами в нем являются важные мотивационные стимулы, например степень жажды или сила какого-нибудь внешнего стимула. Понятие пространства состояний важно не только при описании мотивационных систем, но и как связующее звено между механистической стороной принятия решения и лежащим в его основе намерением.

Одно из достоинств пространственного представления состояний в том, что таким способом легко изобразить составляющие сложных видов мотивации, например голода (рис. 15.13). Другое преимущество состоит в том, что нетрудно наглядно показать совместное действие внутренних и внешних стимулов. В гл. 12 говорилось о том, что количественные значения мотивационной эффективности внешних стимулов могут быть объединены в показатель *сигнальной силы* и что

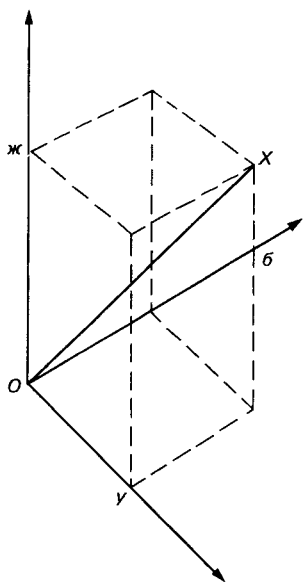


Рис. 15.13. Голод, изображенный в виде многомерной векторной величины; ж - жир; б - белок; у - углевод; о - исходная точка; х - состояние голода. (По McFarland, Sibly, 1972.)

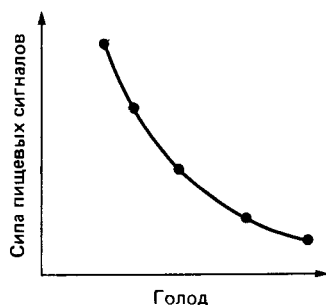


Рис. 15.14. Мотивационная изоклина, связывающая голод и силу сигналов пищи. Линия соединяет состояния (точки), которые вызывают одинаковое стремление к поеданию пищи.

отношения между разными стимулами могут быть представлены мотивационной изоклиной. Например, стремление к поиску пищи, возникающее при сильном голоде и слабости сигналов, указывающих на доступность пищи, может быть таким же, как и стремление, вызванное сочетанием слабого голода и сильных сигналов о доступности пищи. Точки, изображающие эти два разных мотивационных состоя-

ния, лежат на одной мотивационной изоклине (рис. 15.14). Форма такой изоклины показывает, каким образом сочетаются разные факторы при появлении определенной тенденции. Например, внутренние и внешние стимулы, управляющие уходом самца гуппи (*Lebistes reticulatus*), по-видимому, комбинируются мультипликативно (рис. 15.15), хотя, как указывалось в гл. 12, следует соблюдать осторожность в отношении шкал измерений, прежде чем делать окончательные выводы.

Важное различие между подходом к мотивации с точки зрения пространства состояний и традиционной концепцией драйва состоит в том, что при таком современном подходе не строится предположений о том, какими путями комбинируются разные мотивационные факторы или как соотносятся мотивация и поведение. Первые психологи и этологи были склонны считать, что мотивационные факторы сочетаются особым образом. По общепринятому тогда мнению, внешние и внутренние факторы взаимно мультипликативны, т. е. тенденция к осуществлению какого-либо действия равна нулю, если внутренний драйв сильный, но отсутствуют соответствующие внешние сигналы; она также равна нулю, если драйв пренебрежимо мал, а внешние сигналы сильны. Хотя в некоторых случаях это может быть и верно, но сейчас считается, что этот вопрос полностью эмпирический и не нуждается в какой-либо особой концепции.

Традиционно предполагалось, что поведение побуждается изнутри и между силой драйва и особенностями возникающего в результате поведения существует прямая причинная зависимость. Согласно современному взглядам, зависимость между мотивационным состоянием и поведением не прямая. Хотя определенная комбинация факторов может вызвать вполне определенную тенденцию, эта тенденция необязательно непосредственно выражается в наблюдаемом поведении. Например, у животного стремление к еде может быть сильнее любого другого, однако в интересах некоторой долговременной стратегии животное воздерживается от

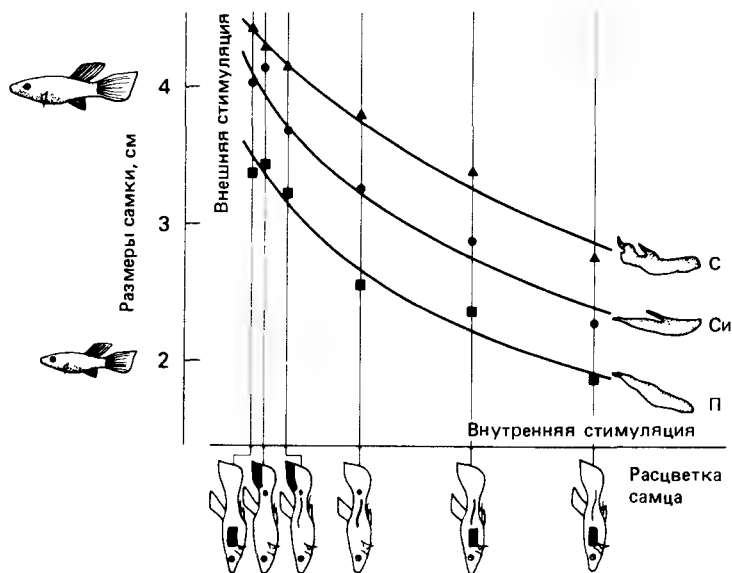


Рис. 15.15. Влияние силы внешней стимуляции (выраженной в размерах самки) и внутреннего состояния (выраженного в цветном узоре самца) на ухаживание самцов гуппи. Кривые (изоклины) изображают сочетания внешнего стимула и внутреннего состояния, вызывающие сигмовидные позы ухаживания возрастающей интенсивности. (П, Си, С). (По Baerends et al., 1955.)

еды; или, наоборот, животное ест, хотя это стремление у него не самое сильное. Наблюдения над поведением указывают, что такие ситуации вполне возможны. Их оценка составляет трудную задачу, и многие вопросы еще остаются нерешенными. В этой главе мы рассматриваем только некоторые аспекты данной проблемы. Другие обсуждаются в гл. 25.

Вообще попытки непосредственно установить причинную цепь, связывающую мотивацию и поведение, сейчас предпринимаются редко. Отчасти это объясняется концептуальными трудностями калибровки и измерения причинных факторов (McFarland, 1976; Houston, McFarland, 1976; McFarland, Houston, 1981), отчасти пониманием того, что животные, вероятно, сложнее в «умственном» отношении, чем предполагалось до сих пор. Большинство современных исследований сосредоточено не на непосредственных причинах поведения, а на его последствиях. Чем определяются эти последствия? Как они влияют на поведение? В какой мере животное способно учитывать вероятные последствия будущих действий? В какой мере оно способно оценить издержки и выгоды разных линий поведения?

Последствия поведения животного яв-

ляются результатом взаимодействия поведения и среды. Например, последствия фуражировки частично зависят от примененной стратегии, а частично от наличия и доступности пищи. Так, птица, питающаяся насекомыми, может искать их в подходящих или же неподходящих местах, а насекомых в разное время может быть много или мало. Подобным же образом последствия ухаживания, выраженные в реакции партнера, зависят отчасти от типа и интенсивности этого ухаживания, а отчасти от мотивации и поведения второго животного.

Последствия поведения животного влияют на его мотивационное состояние различными путями. Два важных последствия фуражировки — затраты энергии и поедание пищи. Энергия и другие физиологические ресурсы, например вода, расходуются при всяком поведении в количестве, которое зависит от уровня активности, погоды и т. п. Такие затраты надо учитывать, потому что они влияют на состояние животного. Поедание пищи может по-разному изменять состояние животного. Находясь во рту, пища может на время усиливать аппетит по механизму положительной обратной связи (Wierkema, 1971), оказывать насыщающее действие (отрицательная обратная связь) или



Рис. 15.16. Последствия поведения, изображенные в виде траектории в мотивационном пространстве. *Слева.* Последствия питья холодной воды (кратковременное понижение температуры тела и длительное ослабление жажды). *Справа.* В месте пересечения мотивационной изоклины траекторией можно ожидать изменений поведения.

выбрасываться из-за неприятного вкуса. Попадая в кишечник, пища может вызывать кратковременное насыщение и влиять на другие физиологические факторы, например на температуру и водный баланс. В кишечнике пища переваривается, и питательные вещества всасываются в кровяное русло. Происходящие в результате питания изменения крови сложны и отражаются на многих сторонах физиологического состояния животного. Следует помнить, что все виды поведения имеют последствия такой же сложности, включающие влияние на других животных и на элементы внешней среды, например на гнездо. В то время как точно перечислить последствия питания сравнительно легко благодаря множеству исследований, проведенных с этим видом поведения, не следует забывать, что воздействия на других животных и на среду влияют на мотивационное состояние данного животного примерно

так же (McFarland, Houston, 1981).

Последствия поведения можно представить в мотивационном пространстве состояний. Исходное состояние изображается в виде точки в этом пространстве. Поведение животного изменяет его состояние, и точка описывает некоторую траекторию (рис. 15.16). На странице, имеющей два измерения, эта траектория изображается только в одной плоскости, но можно представить себе, что меняющееся состояние описывает соответствующую траекторию в многомерном пространстве. Достоинство такого типа изображения состоит в том, что можно относительно просто показать очень сложные изменения состояния. Например, когда животное пьет холодную воду, мы можем видеть, что решения изменить поведение зависят отчасти от этой траектории и отчасти от положения соответствующих мотивационных изоклин (рис. 15.16).

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Гомеостаз, т.е. сохранение постоянства внутренней среды, важен для животных, обитающих в изменчивых внешних условиях. Он обеспечивается главным образом не механизмами отрицательной обратной связи, как считалось раньше,

а сочетанием обратной связи, предваряющей связи и адаптивного контроля.

2. Большинство животных обладает той или иной формой терморегуляции; у экзотермных животных основные источники тепла лежат вне тела, а у эндотермных животных оно генерируется метаболическими процессами.
3. У всех животных обязательно происходит некоторая потеря воды, которую они должны компенсировать. Многие животные пьют ее больше, чем того требует гомеостаз, а в отсутствие воды способны сокращать ее потери. Однако это может потребовать снижения и других видов активности.
4. Все животные нуждаются в энергии и питательных веществах, и многие из них способны научиться получать незаменимые соединения, даже если не могут непосредственно различать их присутствие в пище.
5. На смену концепции специфических драйвов, определяющих разные стороны поведения, пришло понятие мотивационного состояния. На это состояние влияют как внешние факторы, так и последствия собственного поведения животного.

Рекомендуемая литература

- Bolles R. C.* (1967). *Theory of Motivation*, Harper and Row, New York.
- Toates F. M.* (1980). *Animal Behaviour A Systems Approach*, Wiley, Chichester.

16. Физиология и поведение в изменчивой среде

В предыдущей главе мы рассматривали физиологические и поведенческие механизмы, с помощью которых животные сохраняют постоянство своей внутренней среды. В этой главе описывается, как животные отвечают на физиологические требования, связанные с поддержанием жизни и воспроизведением в изменчивой среде.

16.1. Толерантность

Жизнь, весьма вероятно, возникла в море (Whitfield, 1976; Stoghan, 1976). По сравнению с другими биотопами биоты морской среды сравнительно устойчивы. Флуктуации таких физических факторов, как температура и содержание кислорода, здесь невелики, поэтому внутренняя среда многих морских беспозвоночных мало подвержена нарушениям. Такие животные обычно являются конформерами в том смысле, что состояние их организма соответствует состоянию внешней среды и они не могут жить в изменчивых условиях. Так, например, соленость жидкостей тела у многих морских беспозвоночных такая же, как у морской воды (Baldwin, 1948; Barrington, 1968). У других животных, называемых *регуляторами*, функции организма сравнительно независимы от флуктуаций внешней среды. Эта способность послужила предпосылкой для заселения пресной воды и суши.

Каждый вид обладает своей характерной способностью переносить крайние значения внешних факторов, например температуры и влажности. На многих морских беспозвоночных действует изменение солености воды, потому что в жидкостях их тела в норме концентрация соли

почти такая же, как в морской воде, и их ткани приспособлены хорошо функционировать именно в таких условиях. Если поместить их в менее соленую среду, вода извне будет осмотически поступать в их ткани. В более соленой среде произойдет обратное. Для животных, не способных контролировать проникновение воды в тело, условия существования соответствуют пределам переносимой солености.

Среда обитания животного ограничена его толерантностью (устойчивостью). Например, разные виды бокоплавов рода *Gammarus* приурочены к разным участкам эстуариев из-за своей разной солеустойчивости. Как показано на рис. 16.1, *Gammarus locusta* весьма толерантен к соленой воде и встречается ближе к устью; у *Gammarus zaddachi* толерантность умеренная, и обычно он обитает в реке на участке от 13 до 20 км от моря. *Gammarus pulex* является настоящим пресноводным видом и полностью отсутствует в местах, где как-либо ощущается влияние прилива или соленой воды. В этом примере каждый вид переносит только ограниченные пределы солености и приспособлен отбором к условиям, в которых не живут другие представители этого рода.

При построении графиков зависимости выживания, или приспособленности, от существенных переменных окружающей среды обычно получают колоколообразные кривые наподобие приведенных на рис. 16.2. Только немногие животные выдерживают крайне высокие или крайне низкие значения экологических параметров, а остальные вынуждены скапливаться в области их средних величин. Такие кривые показывают не только пределы и диапазон толерантности вида, но также

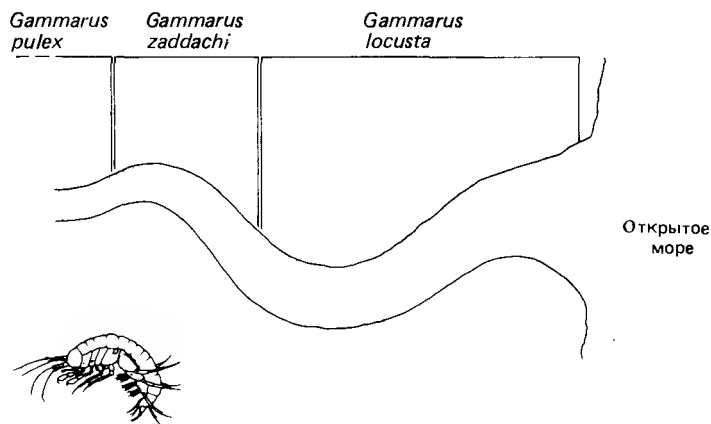


Рис. 16.1. Распределение по реке трех весьма близких друг к другу видов бокоплавов *Gammarus* в зависимости от концентрации соленой воды. Степень опреснения воды показана густотой точек. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

оптимальные значения переменных среды (рис. 16.3). Подобным образом можно представить толерантность животных применительно к любым градиентам среды.

У конформеров толерантность часто непосредственно связана с физиологическим состоянием животного. Например, если окружающая температура 40°C для них смертельна, то это потому, что внутренняя температура около 40°C вызывает биохимический распад. Но на толерантность к данному фактору влияют значения и других переменных среды. Действуя в совокупности, экологические факторы могут убить животное при интенсивностях, которые, взятые по отдельности, не были бы губительны для него. Так, например, для американского омара *Homarus americanus* температура в 32°C смертельна при солености около 3‰ и содержании

кислорода в воде 6,5 мг/л. Если содержание кислорода упадет до 2,9 мг/л, температурный предел выживания снизится до 29°C . В одной работе омаров подвергали действию 27 комбинаций температур, солености и содержания кислорода (McLeese, 1956). Полученные результаты представлены в виде трехмерного графика (рис. 16.4), который показывает, как взаимодействие факторов влияет на пределы толерантности вида.

На изменение пределов толерантности, обычно называемое *повышением сопротивляемости*, сильно влияют длительность воздействия, степень изменения факторов среды и прошлая жизнь особи. Физиологические механизмы повышения сопротивляемости требуют определенного времени для приспособления к той или иной ситуации. Внезапное изменение среды может вызвать смерть, но если такое

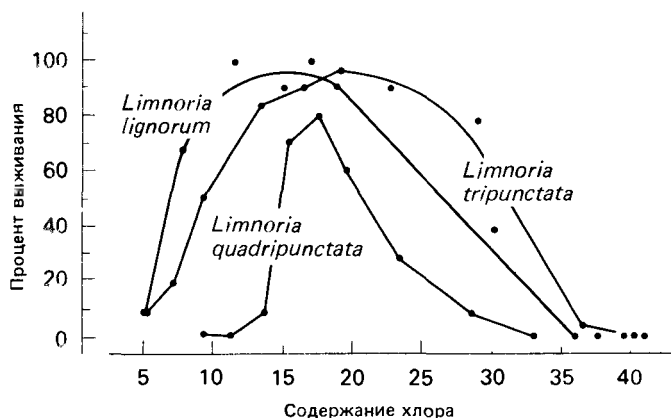


Рис. 16.2. Устойчивость трех видов сверлящих дерево морских изопод к разному постоянному содержанию хлора. (По Reish, Hetherington, 1969.)

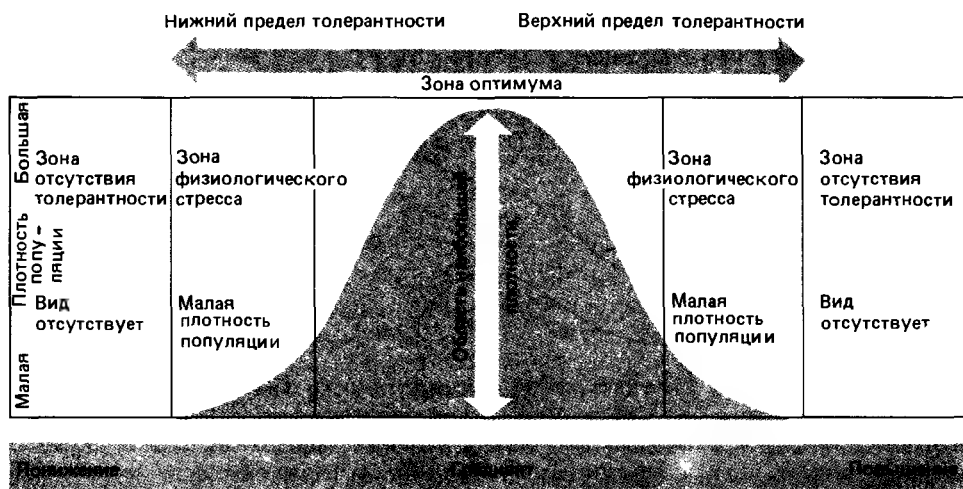


Рис. 16.3. Распределение плотности популяции вдоль экологического градиента. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

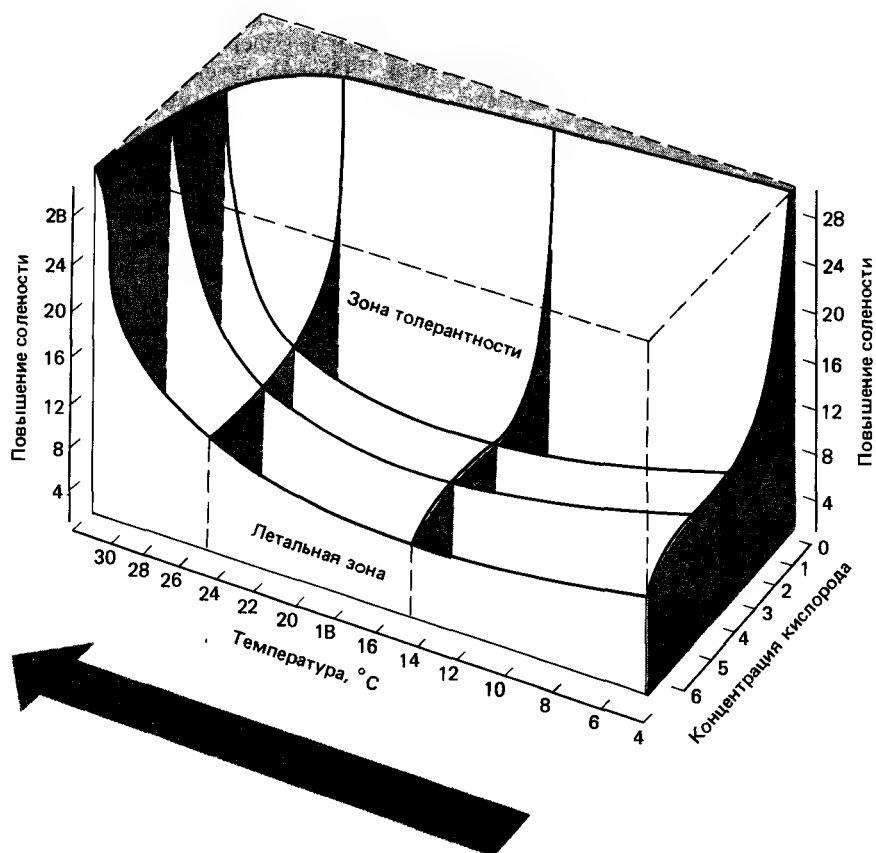


Рис. 16.4. Трёхмерное изображение границ летальных условий для американского омара (*Homarus americanus*) при разных сочетаниях температуры, солёности и содержания кислорода. (По McLeese, 1956.)

же изменение развивается постепенно, животное способно выжить. Повышение сопротивляемости включает процессы от очень быстрой регуляции до медленной акклиматизации. Таким образом, очень постепенные изменения среды позволяют особи приспособиться к новым условиям.

Некоторые виды способны менять пределы своей толерантности в процессе акклиматизации. Так, например, мелкая древесная ящерица *Urosaurus ornatus* обычно выдерживает температуру до 43,1 °C. После содержания этих животных в лаборатории в течение семи-девяти дней при температуре 35 °C вместо более привычной для них температуры 22-26 °C оказалось, что средняя летальная температура повысилась до 44,5 °C.

16.2. Акклиматизация

Акклиматизация — это форма физиологической адаптации, которая позволяет животному изменить свою толерантность к факторам среды. Обычно термин *акклиматизация* применяют к экспериментам, в которых адаптация происходит по отношению к одному фактору, например к температуре. Термин *акклиматизация* обозначает комплекс адаптивных процессов, протекающих в естественных условиях.

Акклиматизация часто происходит в ответ на сезонные изменения климата. Так, сезонные изменения верхней летальной температуры у пресноводных рыб часто непосредственно коррелируют с изменениями температуры среды обитания (Fry, Hochachka, 1970). Поскольку поведенческие приспособления могут сделать акклиматизацию ненужной и наоборот, животные в природе используют самые разнообразные комбинации физиологических и поведенческих механизмов.

Температурные предпочтения у рыб часто связаны с уровнем их акклиматизации. У многих видов рыб, по-видимому, высокоразвита поведенческая терморегуляция, и они отвечают на температурный градиент выбором воды с определенной температурой (Fry, Hochachka, 1970). Золотых рыбок (*Carassius*) можно научить поддерживать температуру воды в аквариуме, приводя в действие клапан, кото-

рый выпускает холодную воду при повышении температуры (Rozin, Mayer, 1961). Эти рыбы с достаточной точностью сохраняют температуру аквариума близкой к 34 °C.

Феномен выбора температуры в значительной мере объясняет распределение рыб в природе: обычно они предпочитают температуру, к которой акклиматизированы (Fry, Hochachka, 1970). Такое приспособление имеет биологический смысл. Если бы медленные изменения физиологического состояния, обусловленные акклиматизацией, не сопровождались соответствующими изменениями в поведенческих предпочтениях, то процессам акклиматизации могли бы противостоять механизмы поведения. Так, например, акклиматизации к холоду могла бы противодействовать тенденция к выбору более теплого климата. Если бы кратковременная возможность выбора теплой среды использовалась полностью, то значительная часть работы по акклиматизации к холоду пропадала бы впустую. Очевидная альтернатива для животных состоит в предпочтении условий, к которым они акклиматизированы. Однако картина усложняется феноменом *предваряющего приспособления*, которым животное отвечает на некоторые свойства среды или на свои собственные биологические часы, подготавливая себя к климатическим изменениям.

Акклиматизацию, как правило, считают относительно медленным процессом по сравнению с быстрыми физиологическими приспособлениями животных в ответ на внезапные изменения внешней среды. Однако обычно существует целый спектр адаптивных процессов от быстрых физиологических реакций до медленной акклиматизации. Так, если человека резко поднять на большую высоту над уровнем моря, то из-за разреженного воздуха содержание кислорода у него в крови снизится. Этому снижению вначале противодействует учащенное дыхание, но такая физиологическая реакция требует большой затраты энергии. Этот быстрый физиологический ответ затем сменяется менее «дорогостоящими», хотя и более медленными формами физиологической адаптации (рис. 16.5), а те в свою оче-

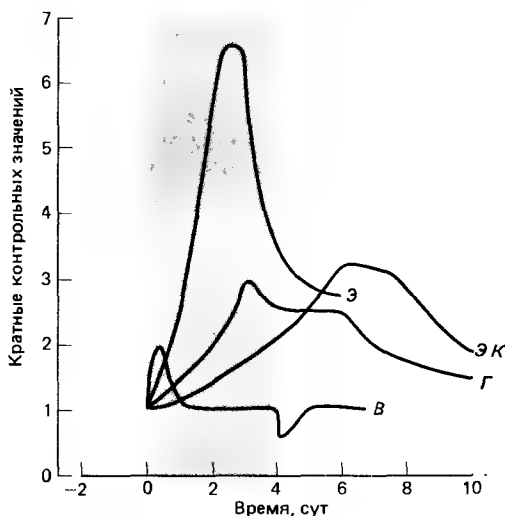


Рис. 16.5. Акклиматизация к высоте. Адаптивные изменения у человека, дышавшего четыре дня разреженным воздухом, а затем находившегося шесть дней на уровне моря. В — легочная вентиляция; Э — эритропоэтин сыворотки; Г — скорость синтеза гемоглобина; ЭК — уровень эритроцитов в крови. (По Adolph. 1972.)

редь — более долговременными формами акклиматизации, например выработкой большего числа эритроцитов. Но и это требует затрат, поскольку для создания дополнительных клеток нужна энергия, а их присутствие в крови усиливает ее вязкость и работу, которую должно производить сердце, разгоняя кровь по всему телу. Когда человек возвращается на малую высоту, все адаптивные процессы протекают в обратном порядке (рис. 16.5). Такая обратимость характерна для физиологической адаптации и отличает ее от генетической.

Как видно на рис. 16.5, акклиматизация вместе с регуляцией образуют спектр адаптивных процессов — от быстрых гомеостатических реакций, восстанавливающих физиологическое равновесие в течение суток, до акклиматизации, при которой для достижения физиологически устойчивого состояния могут потребоваться дни или недели. Процессы акклиматизации и регуляции комплементарны. Например, при акклиматизации к высоте требуемое вначале учащенное дыхание замедляется по мере того, как наступает

истинная физиологическая акклиматизация (рис. 16.5). Это значит, что воздействия регуляции и акклиматизации на физиологическое состояние суммируются как векторы, и именно их результирующая приводит к желаемому состоянию (например, к определенной скорости транспорта кислорода), причем вклад каждого вектора меняется с течением времени. Когда добавляется поведенческое приспособление, результат выражается векторной суммой трех процессов.

Когда процессы, представленные векторами-слагаемыми, протекают с очень разными скоростями, как показано на рис. 16.6, развитие медленных процессов можно рассматривать как «цель» более быстрых (Silby, McFarland, 1974). Состояние акклиматизации при этом можно считать оптимальной точкой физиологической регуляции. То же самое верно по отношению к поведению. Так, например, если человек попал из холодного климата в жаркий, он располагает разными альтернативными возможностями приспособления. Он может сохранить свое нормальное поведение, подвергая себя действию солнца, полагаясь на потоотделение и другие физиологические реакции для сохранения нормальной температуры тела. Через несколько недель человек акклиматизируется в этих условиях и будет меньше потеть. Он может также изменить привычное поведение и искать тень, в меньшей степени полагаясь на физиологические механизмы, в частности потоотделение. При этом акклиматизация к новым условиям займет больше времени. Таким образом, как часто бывает, физиологическое и поведенческое решения непосредственной задачи альтернативны. Их эффекты дополняют друг друга и поэтому могут быть представлены векторной суммой (Silby, McFarland, 1974; McFarland, Houston, 1981).

Учитывая сказанное выше, можно ожидать, что акклиматизация изменяет цель поведения. Некоторые данные говорят о том, что такое изменение действительно происходит. Например, золотистый хомячок (*Mesocricetus auratus*) начинает готовиться к зимней спячке, когда окружающая температура падает ниже 15°C. Такая

подготовка включает ряд физиологических изменений, обеспечивающих акклиматизацию к холоду, и делает зимнюю спячку физиологически возможной при прочих благоприятных условиях, т.е. наличии материала для постройки гнезда и достаточного количества пищи для создания зимних запасов. Лабораторные опыты показывают, что у хомячков в период акклиматизации, предшествующий зимней спячке, развивается заметное предпочтение к низким температурам среды. Из трех вариантов: 8, 19 и 24°C они выбирают первый. При пробуждении от зимней спячки возникает обратная ситуация, и хомячки активно стремятся в более теплые условия (Gumma et al., 1967). Как было показано на примере рыб, связь поведенческих, в частности температурных, предпочтений с акклиматизацией имеет биологический смысл.

Акклиматизационные изменения могут явиться прямой реакцией на изменения среды, однако они испытывают также влияние цирканнуальных ритмов. Так, морской полип *Campanularia flexuosa* обладает годичным циклом роста, развития и отмирания, который сохраняется и при постоянных лабораторных условиях. Известно, что у млекопитающих, в том числе и у человека, происходят сезонные изменения разных метаболических процессов (Reinberg, 1974), связанные, как полагают, с эндогенными цирканнуальными ритмами (Senturia, Johansson, 1974). Такие ритмы могли бы дать возможность животному адаптироваться физиологически еще до сезонных изменений среды.

16.3. Биологические часы

Животные обычно имеют дело с изменениями среды циклической природы: суточными, приливо-отливными, сезонными. Многие из них обладают некоторым внутренним ритмом, или часами, для предсказания периодических изменений и подготовки к ним.

Существуют три основных способа синхронизовать физиологию и поведение с циклическими изменениями среды:

1) прямой ответ на разные изменения во

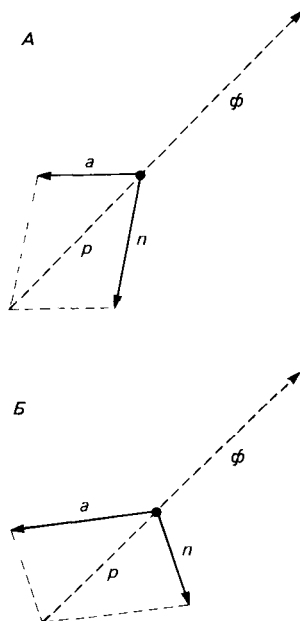


Рис. 16.6. Векторно-аддитивные процессы при физиологической регуляции. Вектор акклиматизации a суммируется с вектором регуляции n , дает результирующую p , которая препятствует сдвигу физиологического состояния ϕ . В образовании результирующей может вноситься большой вклад n и малый a , как на рис. А, или малый вклад n и большой a , как на рис. Б. (По Sibly, McFarland, 1974.)

внешних (экзогенных) геофизических стимулах; 2) внутренний (эндогенный) ритм, синхронизирующий поведение животного с периодическими экзогенными изменениями — особенно с суточными или годичными; 3) механизмы синхронизации могут представлять собой сочетание обоих названных способов.

Животное может использовать многие свойства внешней среды для получения информации о течении времени. Движение солнца, луны и звезд, видимое наземному наблюдателю, дает сведения о времени суток, времени года и т.п. Известно, что многие животные пользуются информацией такого типа. Так, медоносные пчелы, живущие в Бразилии, используют солнце как компас при фуражировке. Их можно научить отправляться за пищей по определенному азимуту. Когда таких пчел

перевозят из одной местности в другую, они продолжают искать пищу в том же направлении независимо от времени дня. Таким образом, пчелы, родившиеся в Бразилии, способны делать поправку на движение солнца против часовой стрелки. Но пчелы Северного полушария, перемещенные в Бразилию, вначале к этому не способны. Дело в том, что в Северном полушарии солнце представляется движущимся по часовой стрелке, и пчелы должны сначала приспособиться к измененным условиям Бразилии (Lindauer, 1960; Saunders, 1976).

Такие же способности известны у рыб (Hasler, Schwassmann, 1960) и птиц (Schmidt-Koenig, 1979). Имеются также данные, что некоторые животные реагируют на движение луны (Papi, 1960) и звезд (Schmidt-Koenig, 1979). Кроме того, возможно, что животные получают некоторые сведения о времени от таких факторов, как изменение температуры, барометрическое давление и явления магнетизма.

Циркадианными (от лат. *circa* – около, *dies* – день) называют эндогенные ритмы, которые обычно короче суток, а *циркадными* – эндогенные ритмы с периодом, как правило, менее 365 дней. Многие животные сохраняют ритмическую активность и при изоляции в лаборатории, что говорит о наличии у них эндогенных часов. Однако при этом не исключено, что они реагируют на какой-то экзогенный фактор, еще не обнаруженный экспериментатором, и для проверки того, являются ли часы истинно эндогенными, нужны подходящие критерии. Здесь возможны разные пути. Во-первых, частота ритма может не точно совпадать с каким-либо известным периодическим фактором среды – освещением, температурой или иной геофизической переменной (Weihaup, 1964). Во-вторых, в постоянных лабораторных условиях период эндогенного ритма обычно отклоняется от наблюдаемого в естественных условиях. В-третьих, ритм может сохраниться, когда животное перемещают из одной части света в другую. Только при соответствии такого рода критериям можно говорить об эндогенности того или иного ритма.

Поскольку эндогенные ритмы имеют тенденцию постепенно отклоняться от экзогенного цикла (например, суточных изменений освещения или температуры), организм должен обладать способностью синхронизовать свой эндогенный ритм с периодическими внешними явлениями. Ашофф (Aschoff, 1960) ввел термин *Zeitgeber* («времязадатель») для агента среды, который согласует поведение организма с внешними ритмами. Так, например, когда ящериц *Lacerta sicula* выводят в инкубаторе при температурном и световом режимах, соответствующих 16- или 36-часовым «суткам», они развиваются нормально и имеют нормальные циркадианные ритмы активности при проверке в постоянных лабораторных условиях. Следовательно, циркадианный ритм этих животных эндогенный и не зависит от индивидуального опыта жизни при том или ином цикле смены дня и ночи. Температурный цикл с 24-часовым периодом и амплитудой 0,6°C – достаточно эффективный времязадатель, захватывающий ритм активности ящериц.

В целом создается мнение, что у многих животных, от одноклеточных (Sweeney, 1969) до сложно устроенных многоклеточных (Aschoff, 1965; Banning, 1967; Pengelley, 1974), в ходе эволюции развилось чувство времени, основанное на действии эндогенных часов, захватываемых экзогенными ритмами.

16.4. Репродуктивное поведение и физиология

Сезонные климатические изменения (температуры и осадков) оказывают мощное влияние на успех размножения многих видов. У птиц наличие корма для птенцов, по-видимому, главный определяющий фактор такого успеха (Lack, 1968). В средних и северных широтах размножение птиц связано с временем года; обычно они откладывают яйца весной, что дает возможность птенцам достаточно созреть, чтобы противостоять зимним условиям или выдержат длительный миграционный перелет. Так, например, песочники, размножающиеся в арктических областях, строят гнезда и высиживают птенцов весной, ког-

да земля еще покрыта снегом. Обычно птенцы вылупляются, когда снег тает и в изобилии появляются насекомые, которые служат для них кормом (West, Norton, 1975).

Репродуктивная физиология у сезонно размножающихся животных привязана к годовичному циклу изменений среды таким образом, что появление детенышей предваряет пик изобилия корма или неблагоприятные климатические условия. Это осуществляется двумя способами. Во-первых, изменения внешней температуры, продолжительности светового дня или других факторов среды вызывают физиологические изменения в определенное время года. Во-вторых, сезонные физиологические изменения запрограммированы посредством эндогенных цирканнуальных часов.

Самое регулярное и предсказуемое изменение среды связано с продолжительностью светового дня. У прозрачных организмов свет может прямо действовать на гонады, приводя их в репродуктивное состояние в надлежащее время (Scharrer, 1964). Некоторые другие животные имеют прозрачное «окно», которое пропускает свет в головной мозг. Нейросекреторные клетки превращают световые стимулы в химические сигналы. У ряда млекопитающих эпифиз, расположенный на дорсальной поверхности головного мозга, может действовать как преобразователь света (Wurtmann et al., 1968). Но свет влияет на размножение млекопитающих, главным образом действуя через сетчатку на гипоталамус, как показывает схема Шаррера (рис. 16.7).

Регуляция физиологии размножения состоит в сложном взаимодействии ряда гормонов (рис. 16.8). У большинства позвоночных факторы среды стимулируют выработку гонадотропных гормонов гипофизом. Эти гормоны стимулируют рост и активность семенников и яичников, которые в свою очередь производят характерные половые гормоны. К концу сезона размножения активность гипофиза снижается, гонады также становятся неактивными и репродуктивное поведение затухает. Кроме сезонных циклов половой активности у многих млекопитающих

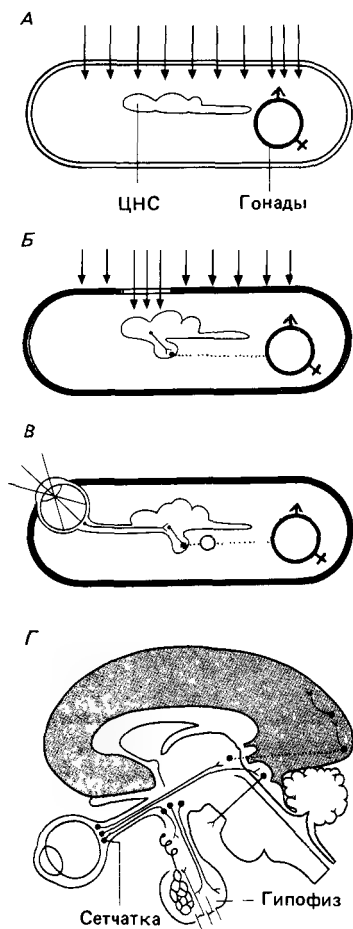


Рис. 16.7. Влияние света на гонады по Шарреру (Scharrer, 1962.) А. У прозрачных животных свет может оказывать прямое действие на внутренние органы. Б. Некоторые непрозрачные животные обладают прозрачным «окном», пропускающим свет к фоточувствительным областям головного мозга, который затем стимулирует гонады с помощью гормонов, выделяемых гипофизом. В. Система, в которой свет действует на сетчатку, посылающую нервные сигналы гипоталамусу. Эта область мозга стимулирует выделение гипофизом гонадотропных гормонов. Г. Система В применительно к головному мозгу человека. (По Bligh, 1976.)

имеется гораздо более короткий цикл — эструс, или «течка». У одних животных, например у рыжей лисицы (*Vulpes vulpes*), течка бывает только раз в году; у других, например у домашних собак, — два раза; у

щаются вследствие меньшего потребления пищи, чему способствует уход в нору. Некоторые грызуны запасают корм в своих норах и сохраняют в них высокую влажность, закупоривая вход (Schmidt-Nielsen, 1964). Летняя спячка наиболее распространена среди обитателей пустыни, но не ограничивается ими. Так, например, многие европейские виды дождевых червей летом спят. Каждое животное вырывает небольшую нору глубоко в земле и сворачивается в ней в клубок. Наступление такой летней спячки связано с низкой влажностью, и ее можно предотвратить содержанием червей во влажной атмосфере.

В зимнюю спячку впадают многие виды в северных широтах, что позволяет им избегать зимних условий, требующих очень больших энергетических затрат. Подлинная зимняя спячка отличается от частичной спячки, в которую впадают европейский бурый (*Ursus arctos*) и американский черный (*Ursus americanus*) медведи. При частичной спячке температура тела медведя может упасть примерно от 38 до 30°C, хотя температуры тела ниже 15°C летальны. При истинной зимней спячке температура тела может упасть даже до 2°C. Истинная зимняя спячка характерна для мелких млекопитающих, хотя сходные с ней виды оцепенения бывают у енотов, барсуков и некоторых птиц. У многих видов колибри во время оцепенения температура тела снижается до температуры среды, хотя температуры ниже 8°C летальны. У птиц оцепенение длится обычно всего несколько часов, а сезонная спячка известна только в одном их семействе у козодоев (Caprimulgidae).

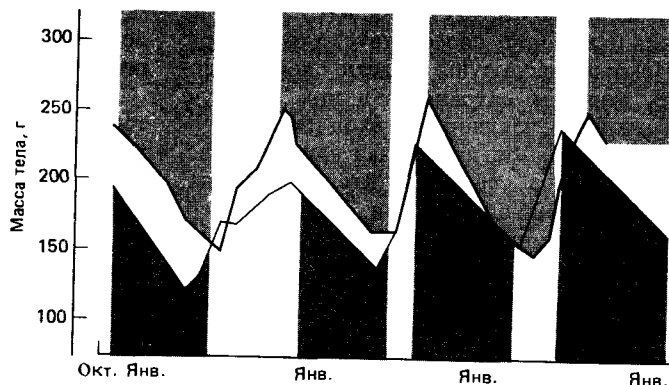
Период спячки, называемый *diapauзой*, как реакция на неблагоприятные климатические условия бывает также у насекомых. Диапауза часто связана с определенной стадией жизненного цикла. Насекомые, избегающие замерзания с помощью переохлаждения, могут пережить сильный холод в диапаузе, при которой температура замерзания жидкостей тела намного ниже 0°C. Глубина переохлаждения может зависеть от степени акклиматизации, которая постепенно меняет химический состав жидкостей тела. Канадская оса *Bracon*

cephi может снизить точку их замерзания до -46°C, повысив концентрацию глицерола в гемолимфе.

Истинная зимняя спячка наступает только у мелких млекопитающих, которые охлаждаются быстрее крупных из-за относительно большей поверхности тела. Они также быстрее согреваются благодаря своей малой теплоемкости. Зимняя спячка характеризуется снопоподобным состоянием с замедленным дыханием и сердцебиением. При этом животные часто выбирают особое место и принимают позу, в которой обычно спят. При зимней спячке температура тела и затраты энергии падают ниже уровня, характерного для нормального сна. У таких животных часто откладывается специальный бурый жир. Его главная функция состоит в образовании тепла, а не энергии для обменных процессов, для которых мобилизуются резервы обыкновенного жира. Особенно важную роль бурый жир играет в период пробуждения от спячки, когда температура тела должна быстро повыситься.

Некоторые млекопитающие, в том числе золотистый суслик (*Citellus lateralis*) и североамериканский лесной сурок (*Marmota monax*), обладают выраженным цирканнуальным ритмом, лежащим в основе их сезонной зимней спячки. Названные суслики встречаются в западной части Северной Америки на высотах от 1500 до 3600 м над уровнем моря от севера Британской Колумбии до юга Калифорнии. Обычно их зимняя спячка длится три-четыре месяца, и за это время масса их тела значительно снижается. После спячки у них быстро растет потребление пищи и вес тела достигает отмечавшегося перед началом спячки в октябре. При изоляции в лабораторных условиях ритм зимней спячки и связанных с ней изменений в массе тела может сохраняться ряд лет даже при постоянных освещении и температуре (рис. 16.9). Если сыворотку крови от суслика в состоянии зимней спячки ввести неспящему животному, то последний также впадает в спячку (Pengelley, Asmundson, 1974). Этот факт служит веским доводом в пользу того, что основной физиологический механизм гибернации управляется эндогенными биологически-

Рис. 16.9. Цирканнуальные ритмы изменения массы тела и периоды зимней спячки (закрашенные области) двух особей *Citellus lateralis*, содержащихся в неизменных лабораторных условиях. (По Pengelley, Asmundson, 1974.)



ми часами, захватываемыми ритмом внешних событий с помощью особого времязадавателя. Это ясно показано на североамериканском лесном сурке, у которого также известен цирканнуальный ритм зимней спячки. Эти сурки были переправлены из восточной части США в Австралию — в новые для них условия освещения и температуры. Сурки за два года изменили нормальный ритм гибернации на обратный, приведя его в соответствие с местными условиями, несмотря на то, что в изобилии получали корм и воду и не страдали от понижения температуры.

Зимняя спячка похожа на акклиматизацию тем, что представляет собой длительное изменение физиологического состояния, позволяющее животному справляться с сезонными изменениями внешних условий. Цирканнуальные изменения физиологического состояния животного могут быть представлены в физиологическом пространстве. Годичные циклы размножения и зимней спячки являются в значительной степени врожденными, хотя фактически соответствуют общим сезонным изменениям в природе.

16.6. Миграция

Миграция из одного местообитания в другое на периодической или сезонной основе происходит у многих видов животных, в том числе у дневных бабочек, саранчи, лососей, птиц, летучих мышей и антилоп. Это не единственная форма миграции, поскольку у некоторых видов

миграция составляет часть обследования и колонизации новых территорий. Так, популяционный взрыв у норвежских леммингов (*Lemmus lemmus*) ведет к расселительной миграции, которая может охватить тысячи особей, обычно неполовозрелых самцов. Потоки леммингов устремляются вниз по склонам гор в долины. Многие тонут, пытаясь переплыть широкие водные пространства. Лемминги — хорошие пловцы и обычно не входят в воду, если не видят противоположного берега. Но порой давление множества скопившихся на берегу особей друг на друга таково, что некоторые из них вынуждены выплывать в открытое море.

Заселение новых областей иногда достигается за счет постепенной миграции нескольких поколений, как, например, у кольчатой горлицы (*Streptopelia decaocto*) (рис. 16.10). Исследовательская миграция часто встречается у молодых позвоночных животных и при благоприятных условиях может обеспечить успешное расселение.

Периодические миграции возникают у многих видов в ответ на изменения внешних условий. Так, например, саранча *Schistocerca gregaria* заселяет в определенное время года безводные области. В зависимости от степени скопления эти насекомые развиваются в одну из трех имажинальных форм. Относящиеся к стадной форме особи собираются в плотные стаи, которые переселяются по ветру в области с низким барометрическим давлением, где скорее всего может идти дождь. Они летят днем и останавливаются, попав

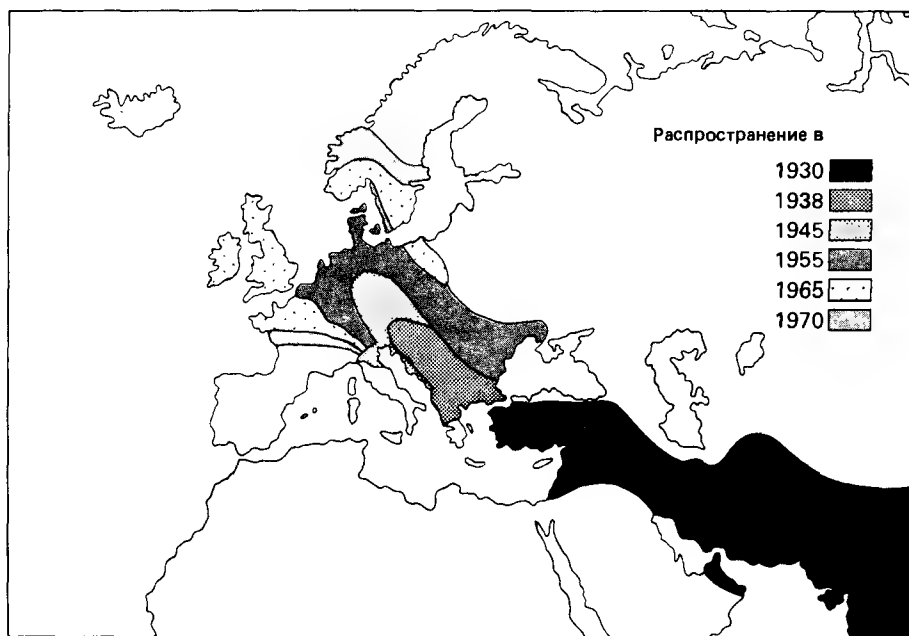


Рис. 16.10. Карта расширения ареала кольчатой горлины (*Streptopelia decaocto*) в XX столетии. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

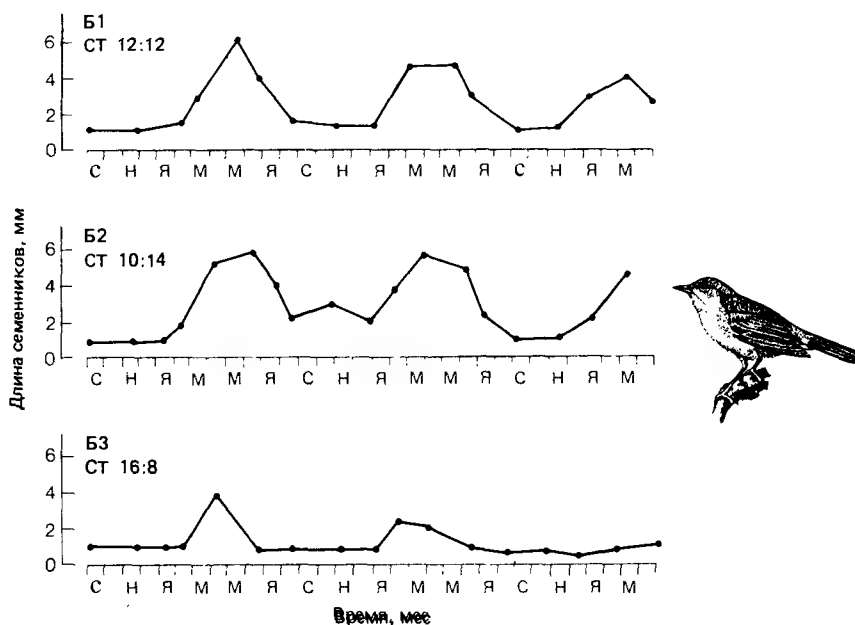


Рис. 16.11. Цирканнуальные ритмы изменения длины семенников у садовых славков (*Sylvia borin*), содержащихся в течение трех лет в неизменных фотопериодических условиях. СТ — соотношение света и темноты. (По Berthold, 1974.)

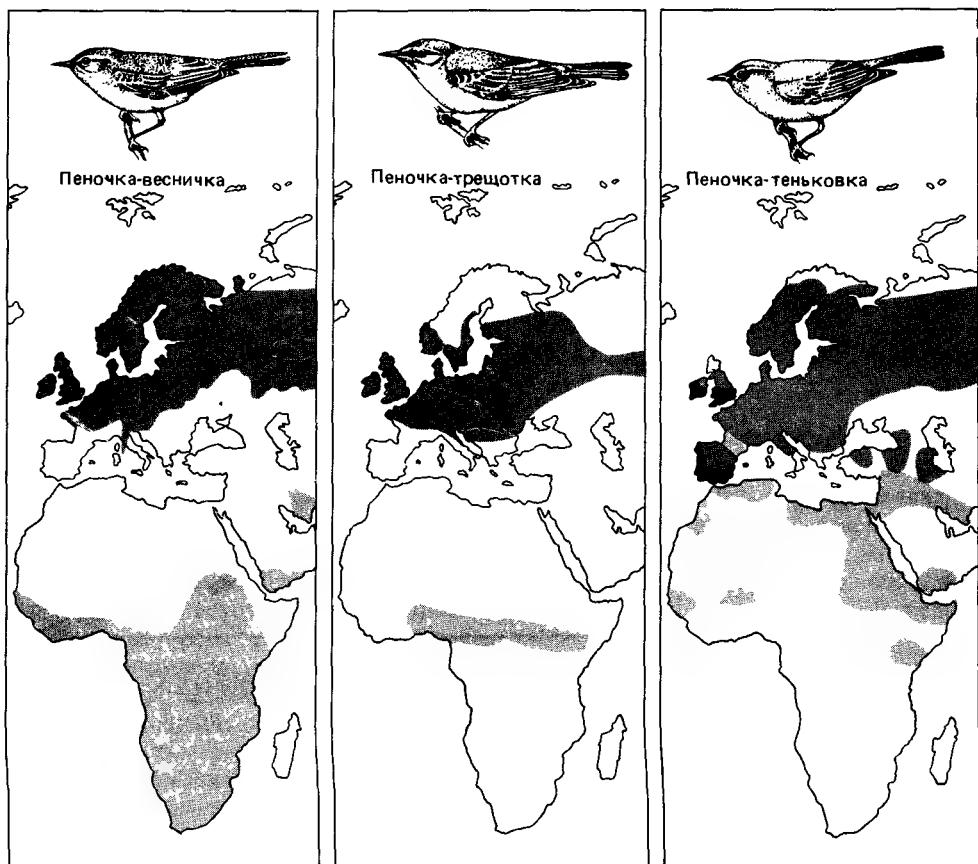


Рис. 16.12. Места гнездовий (темные участки), зимовок (бледные участки) и их перекрывания (черные участки) у некоторых мигрирующих пеночек. (По Schmidt-Koenig, 1979.)

во влажные условия. Здесь происходят половое созревание, спаривание и откладка яиц. Саранчевые стаи мигрируют по замкнутым сезонным маршрутам, но время генерации слишком коротко для того, чтобы отдельные особи могли завершить полный круг.

Некоторые сезонные миграции в отличие от периодических начинаются на основе цирканнуального ритма, а не в ответ на изменения внешней среды. У певчих птиц из родов *Phylloscopus* (Gwinner, 1971) и *Sylvia* (Berthold, 1973) наблюдали разное миграционное поведение. У таких типичных мигрантов на дальние расстояния, как садовая славка (*S. borin*), горная славка (*S. cantillans*) и пеночка-весничка (*Ph. trochilus*), происходят значительные сезонные изменения в массе тела, характере

линьки, размере семенников, ночном беспокойстве и пищевых предпочтениях (рис. 16.11). Европейские популяции этих видов зимуют в Африке и мигрируют через Сахару (рис. 16.12). Если же они помещены в постоянные лабораторные условия через несколько дней после вылупления, то процессы, которые у свободноживущих птиц являются сезонными, сохраняют сезонность у особей тех же видов в неволе, хотя период колебаний этих процессов у них несколько короче календарного года.

Мигранты на средние расстояния, такие, как славка-черноголовка (*S. atricapilla*) и пеночка-теньковка (*Ph. collybita*), зимуют в Европе и Африке, причем масса тела и другие миграционные показатели у них меняются умеренно. В постоянных

лабораторных условиях у этих видов тоже происходят сезонные изменения. Белоусая славка (*S. melanocephala*) и провансальская славка (*S. undata*) являются частичными мигрантами, которые зимуют в средиземноморской области гнездования, а *S. sarda balearica* проводит весь год и эндемична на Балеарских и Питиузских островах в Средиземном море. У этих видов масса тела достаточно постоянна в течение всего года, а линька оперения на туловище продолжается долго и перемежается периодами ночного беспокойства. В лаборатории у них можно наблюдать некоторые проявления сезонных изменений, но с выраженными индивидуальными различиями (Berthold, 1974).

Вероятно, у видов этих двух родов происходят сезонные изменения миграционных показателей, интенсивность проявления которых коррелирует с миграционным поведением вида, а распределение во времени говорит о том, что начало миграции, возможно, частично регулируется эндогенным цирканнуальным ритмом. Подобные же сезонные ритмы установлены у некоторых видов птиц для таких физиологических процессов, как линька, отложение жира, миграционное беспокойство и размножение (Rutledge, 1974).

Получены также данные, что эндогенные факторы управляют не только началом миграционной активности, но и ее характером. У многих видов пути миграции характерны для определенных географических популяций. Так, например, белые аисты (*Ciconia ciconia*), гнездящиеся в Западной Европе, летят на места зимовок в Африку западным путем через Испанию и Гибралтар, а гнездящиеся в Восточной Европе избирают восточный путь, как показано на рис. 16.13. Неопытные молодые аисты, выращенные в неволе в Восточной Европе, но выпущенные на свободу в Западной, летят в юго-восточном направлении, характерном для птиц из Восточной Европы (Schüz, 1963). Такие же опыты с другими видами пернатых свидетельствуют о генетически обусловленном выборе направления миграции.

Чтобы достичь места зимовки, птица должна лететь не только в правильном направлении, но и на вполне определен-

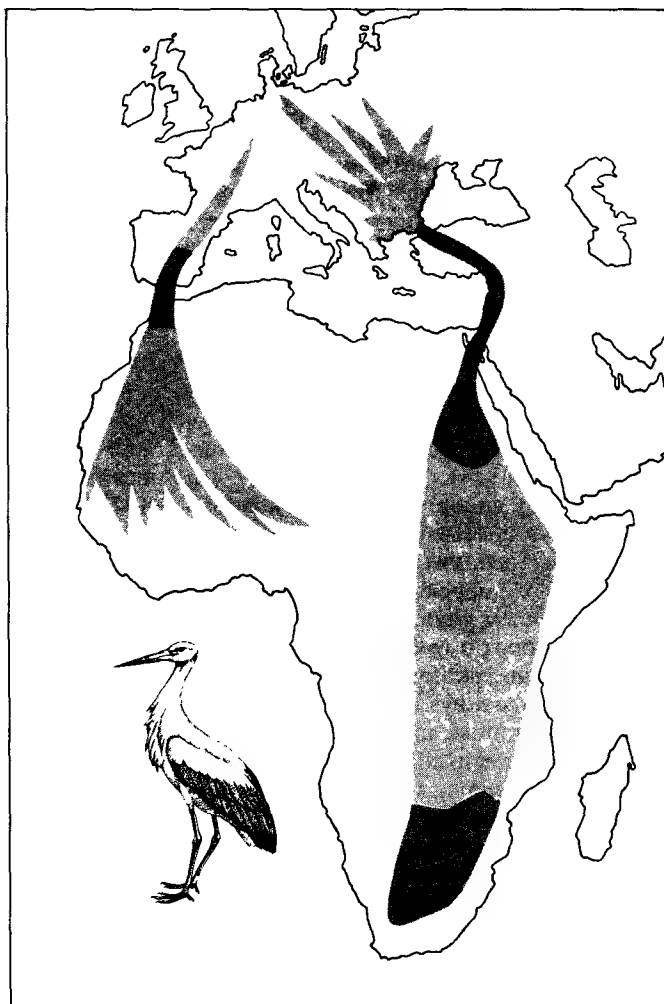
ное расстояние. Имеются данные (Gwinner, 1972) о расстояниях, которые преодолевают при первом перелете молодые славки, не сопровождаемые взрослыми птицами. Эти данные говорят о том, что у птиц существуют эндогенные часы, указывающие, сколько времени нужно лететь на каждом этапе перелета. Наблюдается хорошая корреляция между числом часов миграционного беспокойства птиц в неволе и расстоянием, нормально пролетаемым ими во время миграции (например, Berthold, 1973). Расстояние, эквивалентное одному часу такого беспокойства, может быть определено путем сравнения поведения птиц одной и той же популяции в неволе и во время перелета (Gwinner, 1972). Зная скорость полета мигрантов, можно вычислить расстояние, которое покрыли бы сидящие в клетке птицы, если бы летели в правильном направлении. Расчеты привели к результатам, близким к полученным при наблюдении над свободно мигрирующими птицами этой же популяции. Садовые славки (*Sylvia horin*), содержавшиеся в неволе во время первой осенней миграции, поворачивались на юго-запад в августе и сентябре и на юго-восток в октябре, ноябре и декабре (Gwinner, Wilschko, 1978). Эти данные совпадают с «расписанием» естественной свободной миграции, показанным на рис. 16.14.

Некоторые птицы перелетают много сотен миль над океаном, где ориентирами служат лишь несколько островков. Так, например, полярные крачки (*Sterna paradisea*) размножаются в Арктике, а осенью мигрируют к антарктическим паковым льдам. Весной они совершают обратный перелет, хотя, вероятно, другим путем. Известно, что некоторые особи пролетают 9000 миль (14 500 км). Подобным же образом тонкоклювый буреветник (*Puffinus tenuirostris*) размножается в юго-восточной Австралии и мигрирует на Аляску через Японию. Обратное путешествие совершается вдоль западного берега Северной Америки (рис. 16.15).

16.7. Лунные и приливно-отливные ритмы

Как видно с земли, луна движется по такому же пути, как и солнце, и с каждым

Рис. 16.13. Миграционные пути восточно- и западно-европейских популяций белых аистов (*Ciconia ciconia*). Интенсивность затенения – обилие птиц. (По Schüz, 1971.)



днем восходит на 50 мин позднее, из-за чего иногда видна среди дня, а иногда – только ночью. Известно, что лунный цикл, равный 29,5 сут, влияет на самые разные стороны поведения животного. У тихоокеанского червя палоло (*Eunice*) репродуктивная активность приурочена только к квадратным приливам последней четверти луны в октябре и ноябре. Как показано на рис. 16.16, задний конец червя с генитальными органами отделяется от передней части и выплывает на поверхность, где в воду выбрасываются яйцеклетки и сперматозоиды (Korringa, 1947). Эти черви дают обильную пищу акулам и другим рыбам, но, синхронизи-

руя репродуктивную активность, добиваются того, что часть гамет всегда может выжить. В лабораторных условиях черви образуют гаметы в этот же срок, т.е. их репродуктивное поведение, вероятно, контролируется эндогенными часами.

Лунные ритмы известны и для наземных животных. Например, летучие мыши крыланы на Ямайке распределяют время своего кормления так, что в новолуние покидают дневные укрытия вечером и питаются в течение всей темной ночи. А в полнолуние они вылетают из дневных укрытий в это же время, но возвращаются туда, когда луна поднимается высоко, даже если ее заволакивают тучи. Это го-

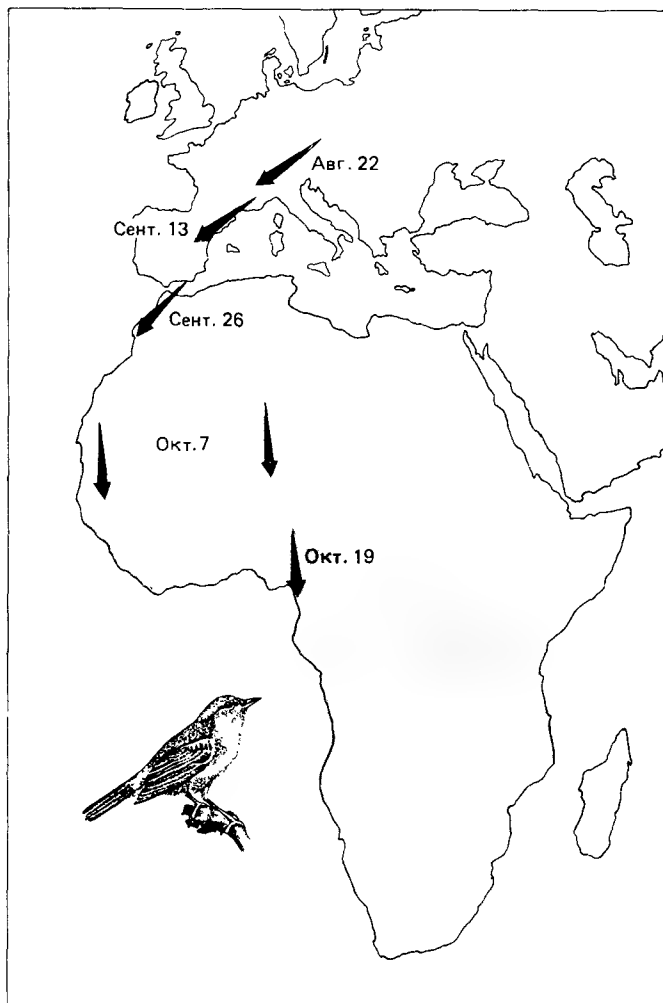


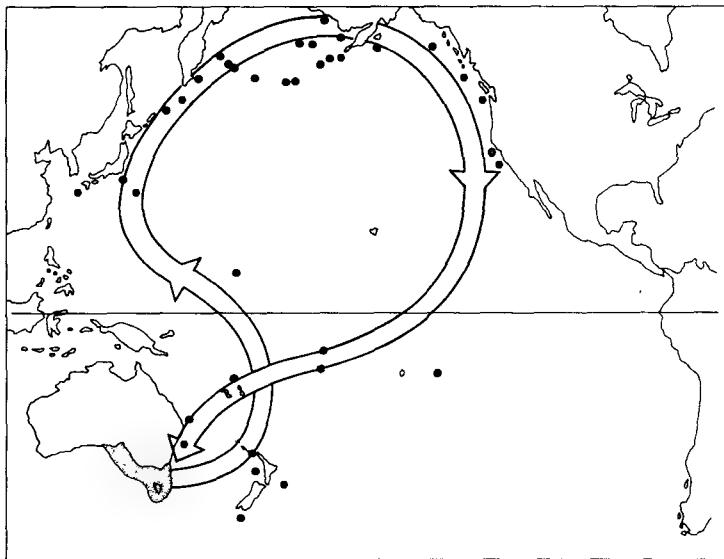
Рис. 16.14. Предпочтения того или иного направления, наблюдавшиеся в лабораторных опытах по миграционному беспокойству у садовых славков. Направление стрелок предпочтение, наблюдавшееся в указанные даты. Положение стрелок на карте места, которых перелетные славки достигли бы в указанные даты при миграции к местам зимовки (затененный участок) в южной Африке. (По Gwinner, Wiltshko, 1978.)

ворит о том, что для распределения фуражировки во времени они пользуются эндогенными лунными часами.

Приливы и отливы происходят от изменений совместного притяжения Солнца и Луны. Приливно-отливный цикл повторяется дважды в течение одного лунного месяца. У многих морских животных ритмы поведения совпадают с этим циклом и, как установлено, управляются эндогенными часами. Так, например, суточный ритм активности прибрежного краба *Carcinus maenas* накладывается на ритм приливов и отливов: активность этого животного синхронизирована с высокой водой. Такой ритм сохраняется в постоянных

лабораторных условиях около недели, а затем исчезает, но может быть восстановлен приблизительно 6-часовым охлаждением краба до температуры, близкой к точке замерзания. Этот холодовой шок, по-видимому, вновь запускает «приливные» часы, может быть, потому, что он сходен с воздействием прилива, случайно достигающего выброшенного на берег краба. В одном опыте таких крабов выращивали в лаборатории от яйца до взрослого состояния в режиме день-ночь без влияний приливов. У этих крабов появлялся только суточный ритм активности. Однако после одного холодового шока возник приливно-отливный ритм. По-ви-

Рис. 16.15. Места размножения (затенены) и миграционные пути тонкоклювых буревестников (*Puffinus tenuirostris*), установленные по пойманным окольцованным птицам (черные кружки). (По Schmidt-Koenig, 1979.)



димому, эндогенные «приливные» часы не действовали, пока холодовой шок не запустил их (Palmer, 1973).

Подобные явления наблюдаются и у других крабов. У манящих крабов (*Uca*) известны приливо-отливные ритмы активности, сохраняющиеся до пяти недель в постоянных лабораторных условиях. Крабы выползают из нор при отливе и активно кормятся, ухаживают и т. п. При

наступлении прилива они возвращаются в свои норы. У зеленых крабов (*Carcinus*) ритм противоположный, они активизируются во время прилива. У этих и многих других видов крабов падение температуры, вызванное приливыми водами, действует как времязадаватель, устанавливающий фазу ритма активности (Palmer, 1973).

Наложение друг на друга циркадианно-

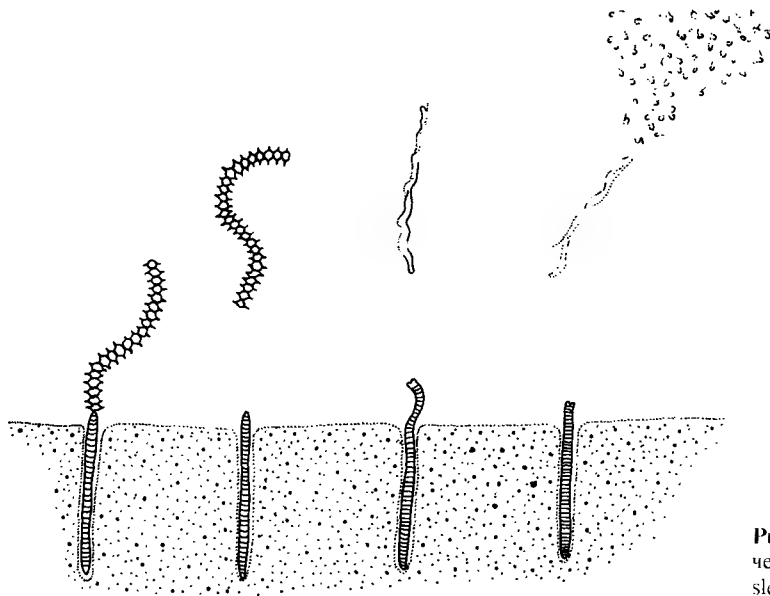


Рис. 16.16. Размножение червя палоло. (По Cloudsley-Thompson, 1980.)

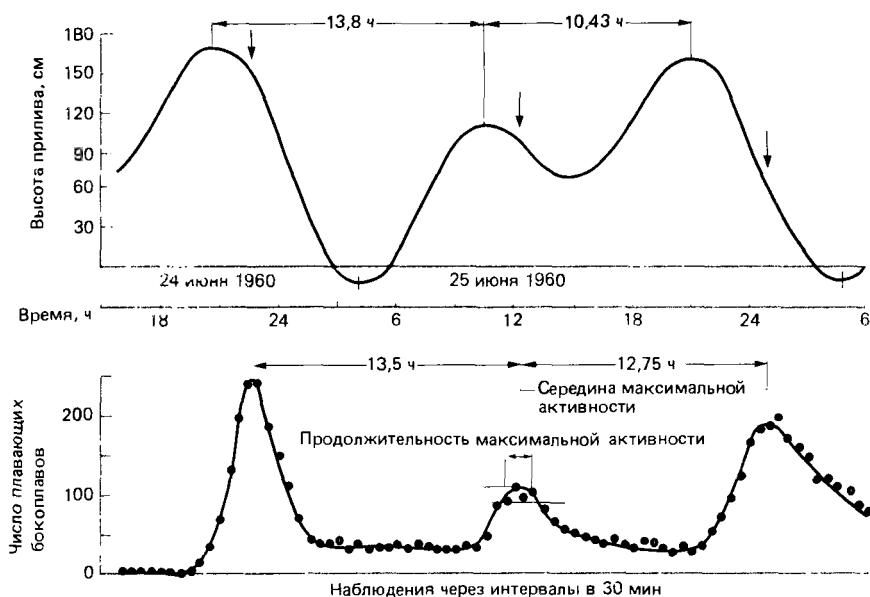


Рис. 16.17. Изменения высоты прилива в Ла-Холья в Калифорнии (наверху) в сравнении с плавательной активностью бокоплава (внизу) *Synchelidium* в лабораторных условиях. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

го и приливно-отливного ритмов позволяет животному приспособиться к нерегулярным изменениям воды, происходящим в некоторых частях света. Например, на побережье Калифорнии за периодом 13,8 ч соответствующим сильному отливу, следует период 10,43 ч с небольшим отливом (рис. 16.17). У литорального ракообразного *Synchelidium* плавательная активность здесь почти точно следует за этим ритмом (рис. 16.17). Такой плавательный ритм сохраняется в течение нескольких дней в постоянных лабораторных условиях.

16.8. Циркадианные ритмы и суточное распределение активности

Большинство животных сталкивается с различными условиями днем и ночью. Такие изменения действуют на них как прямо, так и косвенно. Например, под влиянием колебаний температуры, освещенности и т. п. могут меняться доступность пищи и число хищников.

Приспосабливаясь к различиям условий днем и ночью, животное производит суточное распределение активности, пред-

ставленной многими видами поведения, которые в совокупности образуют расписание, повторяющийся с небольшими отклонениями изо дня в день. Можно заметить, что каждый вид активности имеет тенденцию следовать типичному суточному ритму. «Режим дня» в целом у животных изучен сравнительно мало (Daan, 1981), но суточные ритмы привлекли к себе значительное внимание специалистов по циркадианным часам (Rusak, 1981).

Самые важные суточные изменения во внешней среде — это изменения освещенности и температуры. Животные, специализированные к дневному зрению, ночью могут оказаться в неблагоприятном положении, потому что легко станут жертвой хищников и не смогут эффективно добывать себе пищу. В холодном климате мелким млекопитающим может быть выгодна ночная активность при низкой температуре. Период наибольшей теплопродукции придется у них в таком случае на самую холодную часть 24-часового цикла, когда активность способствует терморегуляции. В то же время мелкие птицы холодными ночами сберегают энергию, становясь неактивными и давая темпера-

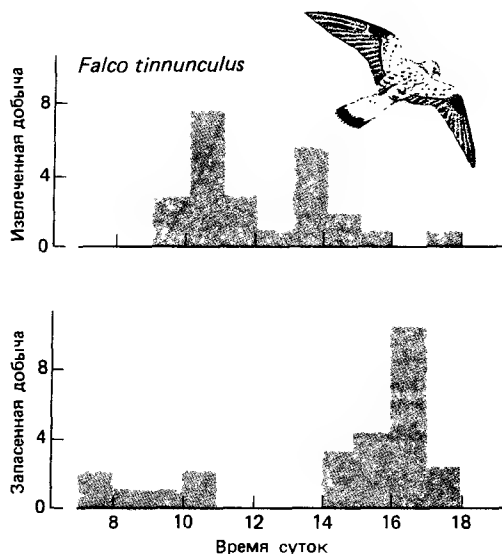


Рис. 16.18. Частота прятания (наверху) и извлечения спрятанной добычи (внизу) пустельгой (*Falco tinnunculus*). (По Daan, 1981.)

туре тела снизиться. В жарком климате мелким млекопитающим выгодно быть ночными животными, избегая дневной жары.

Неудивительно, что ритмы покоя и активности широко распространены в животном мире. Если ночная активность невыгодна, лучше всего сидеть неподвижно в надежном месте и сохранять как можно больше энергии. Было высказано предположение, что это одна из главных функций сна (Meddis, 1965). Ночные виды могут затаиваться днем, если им грозит нападение. Если же они сами являются ночными хищниками, то днем могут прятаться и бездействовать, чтобы не спугнуть добычу. Таким образом, суточные ритмы физической внешней среды делают некоторые виды активности выгодными в одно время и невыгодными в другое. Многое зависит от общей экологии данного вида.

Животное, адаптированное к среде, придерживается такого суточного распо-

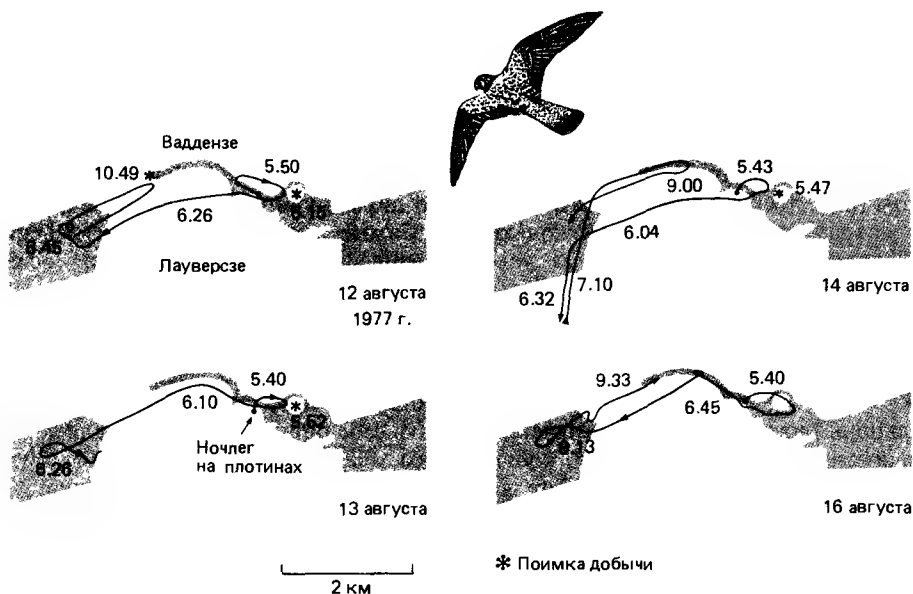


Рис. 16.19. Передвижения пустельги, наблюдавшиеся в Нидерландах 12, 13, 14 и 16 августа 1977 г. Цифры на маршрутах полета – время суток. Суша обозначена темным, море – светлым. (По Daan, 1981.)

рядка, который максимально увеличивает ценность разных видов его активности для выживания. Отчасти это означает наилучшее использование предоставляющихся возможностей. Например, распространённая в Европе пустельга, дневной хищник, нападает главным образом на мелких млекопитающих. Эта птица обнаруживает добычу с помощью зрения и успешнее всего охотится при хорошем освещении. В полевых исследованиях установлено, что пустельга хватается добычу весь день, но не всегда тут же поедает ее. Она прячет избыток пищи в случайно выбранных местах своего охотничьего участка. Это происходит в течение всего дня (рис. 16.18). Спрятанная пища обычно извлекается в сумерках, что позволяет пустельге максимально использовать для

охоты светлую часть суток, не тратя слишком много времени на еду. Кроме того, если бы птица сразу съедала всю добычу, она становилась бы слишком тяжелой и, вероятно, эффективность ее охоты была бы снижена.

В дополнение к типичному для вида суточному распределению активности отдельные животные могут приобретать свои собственные привычки. Так, пустельги, нашедшие пищу в определенное время и на определенном месте, стремятся повторить на следующий день тот же охотничий маршрут (рис. 16.19). Такая стратегия годится там, где виды-жертвы тоже имеют свой собственный типичный суточный распорядок. Мы вернемся к этому вопросу в гл. 24, где рассмотрим, как животным удастся наилучшим образом использовать время и энергию.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Диапазон условий среды, переносимых животным, ограничен. Он характерен для данного вида, но может быть несколько изменен акклиматизацией.
2. Акклиматизация состоит в медленных физиологических изменениях, которые оказывают сильные воздействия на гомеостатические и мотивационные процессы у животного.
3. Большинство животных обладает эндогенными биологическими часами, которые приспособлены к ритмическим изменениям среды. Часы эти могут быть цирканнуальными, лунными, приливно-отливными или циркадианными.
4. Многие особенности репродуктивной физиологии и репродуктивного поведения, а также зимняя спячка и миграция связаны с цирканнуальными циклами. При этом происходят медленные физиологические изменения, несколько сходные с изменениями при акклиматизации.
5. В дополнение к цирканнуальному и циркадианному ритмам морские животные могут обладать лунным и приливно-отливными ритмами.
6. Благодаря циркадианным ритмам животные приспосабливаются к циклу смены дня и ночи, опережая происходящие изменения среды, и обладают суточным распределением активности, позволяющим максимально использовать существующие возможности.

Рекомендуемая литература

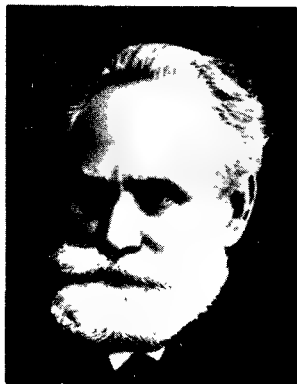
Pengelley E. T. (1974). Circannual Clocks Annual Biological Rhythms. Academic Press. New York.

II.3. Научение животных

Этот раздел посвящен психологии научения животных. В гл. 17 описано образование классических и инструментальных условных рефлексов с традиционной психологической точки зрения. В гл. 18 обсуждаются эволюционные аспекты научения и сопоставлены биологический и психологический подходы к проблеме. В гл. 19 изложены различные данные, которые приводят к когнитивным объяснениям научения животных. Эта глава своего рода прелюдия к обсуждению интеллектуальных способностей животных в части III книги.

Иван Петрович Павлов

(1849–1936)



(BBC Hulton Picture Library)

Иван Петрович Павлов родился в России в Рязани, где он учился в духовном училище и семинарии. В 1870 г. он поступил в Петербургский университет, который окончил в 1875 г. по факультету естественных наук. Получив докторскую степень в Военно-медицинской академии в 1883 г., продолжал учебу в Германии. В 1890 г. он стал профессором фармакологии, а с 1895 г. также профессором физиологии Военно-медицинской академии в Петербурге. В 1904 г. Павлов получил Нобелевскую премию по медицине за свои исследования по физиологии пищеварения. С 1925 г. до конца жизни руководил Институтом физиологии АН СССР.

Первая работа Павлова посвящена физиологии кровообращения, в частности механизмам регуляции кровяного давления. Он открыл, что кровяное давление находится под контролем блуждающего нерва, и исследовал нервную регуляцию ритма и силы сердечных сокращений. В 1879 г. Павлов начал работу по пищеварению, завершившуюся его книгой «Лекции о работе главных пищеварительных желез», опубликованной в 1879 г. Изучая механизмы секреции разных пищеварительных желез, он пришел к выводу, что их деятельность контролируется исключительно нервной системой (теперь известно, что существует также гормональная регуляция). Именно за эту

работу им была получена в 1904 г. Нобелевская премия. Исследуя пищеварение, Павлов заметил, что слюноотделение может быть вызвано видом пищи или другими стимулами, которые обычно предшествуют еде. Это привело его к открытию условных рефлексов, которые теперь считаются основой научения.

Начиная с 1902 г. до конца жизни Павлов изучал главным образом условные рефлексы. Он основоположник многих концепций, все еще сохраняющих силу в этой области науки, и его можно считать основателем экспериментального подхода к научению.

Один из характерных опытов Павлова заключается в следующем: если предъявление пищи собаке неоднократно сопровождать звонком, то животное начинает реагировать на звонок, как на вид пищи. Павлов измерял слюноотделение у собаки в ответ на сочетание пищи и звонка, а затем на предъявление одного только звонка. Он считал слюноотделение при виде пищи безусловным рефлексом, а слюноотделение в ответ на звонок, условным рефлексом, потому что предыдущее сочетание пищи и звонка служит *условием* его возникновения.

Павлов стремился открыть всеобщие законы научения и соответствующие им нервные механизмы. Он полагал, что во время выработки условного рефлекса в клетках центральной нервной системы происходят структурные и химические изменения. И если это представление близко к современным взглядам, то многие идеи Павлова о роли коры в научении не подтвердились. Основной его труд «Условные рефлексы: исследование физиологической деятельности коры больших полушарий головного мозга» (переведенный на английский язык в 1927 г.) оказал огромное влияние на развитие психологии.

17. Условные рефлексы и научение

Работа И. П. Павлова по условным рефлексам стала известна на Западе в пору, когда уже существовал значительный интерес к механистическим, особенно к рефлекторным, объяснениям поведения. Гипотезы Леба (Loeb, 1859–1924), с помощью которых он пытался объяснить поведение животных простыми тропизмами и таксисами (см. разд. 14.2), оказали сильное влияние на исследователей в Германии и США. В области физиологии Шеррингтон в 1906 г. опубликовал свою книгу “Integrative Action of the Nervous System” («Интегративная деятельность нервной системы»). Он показал, как простые рефлексы, сочетаясь, могут давать координированное поведение.

В психологии Дж. Уотсон (Watson, 1913) положил начало бихевиористской школе, очень влиятельной в начале столетия. Бихевиористы использовали для объяснения поведения только внешние стимулы, движения мышц и секрецию желез. Для описания сложного поведения в понятиях стимул реакция они постулировали скрытые или неявные отношения между стимулом и реакцией. Еще ранее, в 1907 г. Уотсон предположил, что этой цели служат кинестетические стимулы, вызываемые движениями животного. Считалось, что недоступные наблюдению процессы, связывающие стимул и реакцию, состоят из начинающихся движений и создаваемых ими стимулов. Так, Уотсон (1914) постулировал, что человеческие мыслительные процессы представляют собой скрытую речь (разговор с самим собой), в которой одно легкое движение языка служит стимулом для следующей реакции в цепи.

В 1903 г. в Мадриде, а в 1906 г. – в Лон-

доне Павлов прочел лекции, посвященные Гексли, отчет о которых был напечатан в журнале “Science”. В 1909 г. появился обзор трудов Павлова, а в 1916 г. Уотсон опубликовал второй обзор. В 1927 г. вышел английский перевод книги Павлова, названной в английском варианте “Conditioned Reflexes” («Условные рефлексы»). Научное общественное мнение было весьма расположено в пользу чисто механистической и объективной науки о поведении. Труды Павлова способствовали развитию представления о решающем значении среды, принятого Уотсоном в его бихевиористской психологии. Уотсон пришел к выводу (1926), что условные рефлексы могут служить парадигмой для научения вообще. Бихевиористы, в частности Уотсон и позднее Скиннер (Skinner), считали, что все поведение животных и человека сводится к условным рефлексам. Работа Павлова дала бихевиоризму известную физиологическую обоснованность, а психология научения животных стала ведущим психологическим подходом в США до конца 50-х годов.

17.1. Классические условные рефлексы

В своих исходных опытах по условным рефлексам Павлов ограничивал движения голодной собаки лямками (рис. 17.1) и давал ей небольшие порции пищи через правильные промежутки времени. Когда он предварял подачу пищи внешним стимулом, например звонком, поведение собаки по отношению к этому стимулу постепенно менялось. Животное начинало поворачиваться к звонку, облизываться и выделять слюну. Когда Павлов стал систематически регистрировать слюноотде-

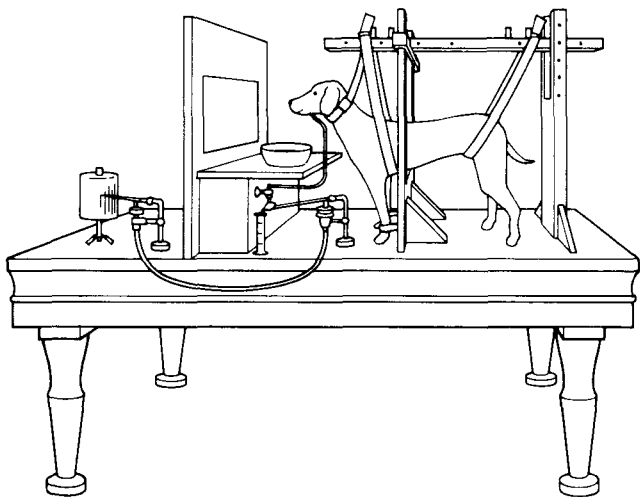


Рис. 17.1. Устройство для изучения слюнных условных рефлексов по Павлову.

ление, вводя животному фистулу для сбора слюны, он обнаружил, что ее количество возрастало по мере увеличения числа сочетаний звонка и пищи. Стало очевидным, что собака научилась связывать звонок с пищей.

Павлов назвал звонок *условным стимулом* (УС), а пищу *безусловным* (БС). Слюноотделение в ответ на предъявление пищи он назвал *безусловным рефлексом* (БР), а в ответ на звонок — *условным рефлексом* (УР).

Хотя сам Павлов использовал термины «условный» (conditional) и «безусловный» (unconditional), эти термины вначале были переведены на английский неправильно, и в литературе на этом языке установились термины «обусловленный» (conditioned) и «необусловленный» (unconditioned) рефлексы. Однако теперь применяется исходная павловская терминология, принятая и в настоящей книге. Смысл этой терминологии в том, что пища без всяких особых условий вызывает совокупность пищевых реакций, одна из которых, например слюноотделение, регистрируется экспериментатором и обозначается как безусловная реакция. Выработка условного рефлекса происходит в результате создаваемого экспериментатором сочетания безусловного стимула (пищи) и постороннего стимула, до этого не связанного с питанием, например звонка. После нескольких таких сочетаний достаточно

только звонка, чтобы вызвать слюноотделение. Звонок называют условным стимулом, потому что собака выделяет в ответ на него слюну только в результате упражнения. Точно так же слюноотделение в ответ на звонок называют условной реакцией, хотя по своему проявлению она может не отличаться от безусловной. Предъявление БС (пищи) вслед за УС (звонком) в процессе выработки рефлекса называется *подкреплением* условного рефлекса слюноотделения на УС.

Условные рефлексы, при выработке которых применяется мотивационно благоприятное, или положительное, подкрепление, аналогичное БС, являются примерами *положительных условных рефлексов*. Но условные рефлексы можно выработать и в опытах с применением отрицательного подкрепления, например удара тока, который животное стремится избежать. Так, включение звукового стимула (определенного тона) перед направлением в глаз кролика струи воздуха начнет вызывать условный мигательный рефлекс, т. е. смыкание век (точнее говоря, мигательной перепонки). Первоначально мигание вызывает только воздушный толчок (БС), но после нескольких повторений мигание (УР) происходит в ответ на данный тон (УС) и в отсутствие действия воздуха. Это пример отрицательного УР.

Подкрепление характеризуется не столько присущими ему стимуляционны-

ми свойствами, сколько своим мотивационным значением для животного. Так, пища действует как положительное подкрепление, только если собака голодна, а воздушный толчок действует как отрицательное подкрепление, только если он вреден или неприятен животному. Во многих случаях подкрепление является врожденным в том смысле, что его мотивационное значение и способность поддерживать условный рефлекс являются составной частью нормальной реакции животного на окружающие условия. Однако это не обязательно так, и Павлов показал, что как подкрепление может действовать и УС. Допустим, что при обычной выработке УР звонок становится УС и всегда вызывает этот УР, например слюноотделение. Если затем второй УС, например свет, многократно сочетается со звонком в отсутствие пищи, то у животного образуется УР на один только свет, даже если пища никогда прямо не сочеталась с ним. Такой метод называется выработкой *условного рефлекса второго порядка*.

Павловские, или классические, условные рефлексы очень широко распространены в животном мире и пронизывают все стороны повседневной жизни высших животных, включая человека. Павлов показал, что условные рефлексы могут вырабатываться у обезьян и мышей; сообщалось также о выработке условных рефлексов у очень многих беспозвоночных. Однако, оценивая такие сообщения, мы должны отличать истинные классические условные рефлексы от других форм научения и от псевдонаучения.

Хотя приемы выработки классических условных рефлексов относительно четкие, выявляемые ими феномены не так однозначны и вызывают оживленные дискуссии в психологической литературе, не прекращающиеся со времен Павлова. Каждый исследователь поведения животных должен быть хорошо знаком с основными свойствами классических условных рефлексов, потому что вряд ли возможно провести какой-либо опыт, не столкнувшись с ними. Животное может просто выработать реакцию на время дня, когда приходит экспериментатор. Иногда

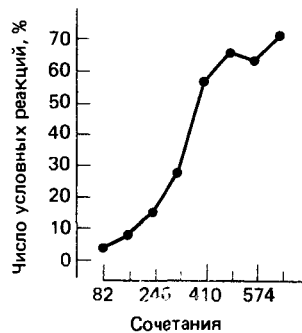


Рис. 17.2. Выработка мигательного условного рефлекса. (По Schneidermann et al., 1962.)

скрытые условнорефлекторные проявления неулловимо обеспечивают выводы, сделанные в ходе опытов. В любом случае, являясь универсальным свойством высших животных, условные рефлексы не только имеют практическое значение, но должны быть использованы в любой последовательной концепции поведения. Ниже мы вкратце рассмотрим основные характеристики условных рефлексов. Более подробное их описание дано в прекрасных книгах Н. Макинтоша (N. Mackintosh, 1974, 1983).

17.2. Выработка условного рефлекса

Мы можем оценивать выработку условного рефлекса по-разному. Павлов для этого использовал, например, количество слюны, собираемой во время предъявления УС. При мигательных условных рефлексах оценивается вероятность возникновения реакции (рис. 17.2). Скорость выработки может значительно варьировать в зависимости от обстоятельств, вида животного и его возраста (рис. 17.3).

Павлов считал, что сочетание УС с БС ведет к образованию связи между ними. УС становится заменителем БС, приобретая способность вызывать реакции, обычно вызываемые БС. Эту концепцию называют *теорией замены стимула*. Согласно альтернативной теории, УР образуются потому, что за ними следует вознаграждение. Иными словами, УР подкрепляется своими последствиями. Такой подход обычно носит название *теории стимул-реакция*.

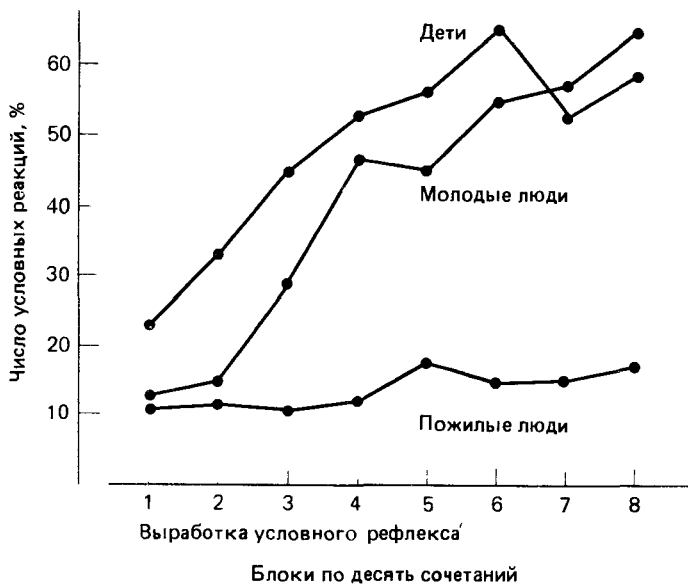


Рис. 17.3. Влияние возраста на выработку мигательного условного рефлекса. (По Braun, Geischart, 1959.)

Эти две теории различаются по двум главным эмпирическим аспектам. Во-первых, по теории замены стимула мы должны ждать, что УР очень сходен с БР, тогда как по теории стимул-реакция они несколько различны. Во-вторых, Павлов считал, что между УС и БС возникает связь и что сама эта связь составляет подкрепление. По теории стимул-реакция научение определяется подкрепляющими последствиями УС. Хотя по этому вопросу существуют разногласия, факты, по-видимому, говорят в пользу точки зрения Павлова. Так, УС и БС вызывают сходные реакции. Павлов намеренно игнорировал компоненты УР, связанные с движениями скелета животного, ввиду соблазна считать их признаками ожидания или подготовки. Во избежание таких антропоморфных толкований он сосредоточил внимание на слюноотделительном компоненте УР. Кроме того, как указывает Макинтош (Mackintosh, 1974), если на реакции (такие, как смыкание мигательной перепонки перед воздушным толчком, движение челюсти или облизывание перед получением воды или же клевание и слюноотделение перед выдачей корма) относительно мало влияют их последствия, когда они четко запрограммированы, то трудно представить себе, как они могли бы возникнуть на основе своих послед-

ствий, когда такое ясное программирование отсутствует. Единственная альтернатива состоит в признании того, что, как считал Павлов, эти реакции вырабатываются потому, что их вызывает БС.

Как мы увидим, теория замены стимула приводит к далеко идущим выводам относительно других типов научения и относительно изменчивости поведения животных вообще.

17.3. Угасание и привыкание

Как мы видели, предъявление БС усиливает УР. Павлов установил, что отмена такого подкрепления ведет к постепенному исчезновению УР. Процесс, в течение которого приобретенные формы поведения перестают проявляться, потеряв свою актуальность, называется *угасанием* УР.

В опыте по классическим условным рефлексам собака научается тому, что звонок (УС) сигнализирует о предъявлении пищи. Поэтому слюноотделение (УР) является адекватной реакцией, предвещающей наличие пищи. Если же пища перестает выдаваться, то зачем собаке принимать УС за сигнал о ее предъявлении? Так и происходит: отмена связанного со звонком кормления приводит к исчезновению слюнной реакции на этот УС. Поведение животного становится таким же,

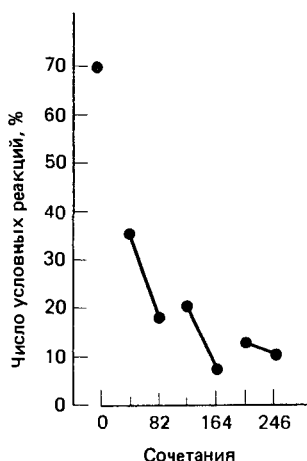


Рис. 17.4. Угасание мигательного условного рефлекса у кроликов. (По Schneidermann et al. 1962.)

как и до выработки УР. Другой пример угасания показан на рис. 17.4.

Если после угасания УС снова сочетать с подкреплением, то УР восстановится гораздо быстрее, чем при его первоначальной выработке. Это говорит о том, что процесс угасания не уничтожает первоначальное научение, а только несколько подавляет его. Другое доказательство в пользу этого вывода — *спонтанное восстановление*, при котором угасшая реакция восстанавливает свою силу после отдыха. Так, например, Павлов сообщил об опыте, в котором число капель слюны, выделяемой в ответ на УС, снизилось с 10 до 3 после семи вызванных угасаний. *Латентный период* (временная задержка) также возрос с 3 до 13 с. После отдыха в течение 23 мин слюноотделение в первом предъявлении только УС составило шесть капель с латентным периодом лишь в 5 с.

Павлов полагал, что исчезновение УР при угасании должно объясняться накоплением внутреннего торможения. Он показал, что предъявление нового постороннего стимула одновременно с УС нарушает выработанный УР. Согласно Павлову (1927), появление любого нового раздражителя немедленно вызывает исследовательский рефлекс, и животное ориентирует соответствующие рецепторные органы на источник помехи. Вследствие

появления исследовательского рефлекса условный рефлекс тормозится. Это явление называется *внешним торможением*. Если посторонний стимул предъявляется в процессе угасания, то подавляемый УР усиливается. Такой эффект, называемый павловским *растормаживанием*, служит еще одним доказательством тормозной природы угасания. В отличие от внешнего торможения оно не объясняется конкуренцией двух рефлексов, а, как полагают, вызывается активацией ЦНС. Это широко распространенный феномен, наблюдающийся при ослаблении УР по любой причине, включая привыкание.

Согласно полученным данным, во время угасания животное научается тому, что за УС больше не следует подкрепление. УС теперь связан с отсутствием подкрепления, и соответственно УР тормозится. Как мы увидим, представление о том, что животные могут научиться тому, что некоторые стимулы не предваряют никаких последствий, играет важную роль в современной теории научения. Ученые обнаружили, что важным условием для развития торможения является сочетание УС с неподкреплением в условиях, когда стимулы ранее подкреплялись. В обычной жизни животного многочисленные стимулы не связаны с подкреплением, но животное игнорирует их и ничему на их основе не научается. Только когда животное сталкивается с отсутствием подкрепления неожиданно, оно научается тому, что определенные стимулы сигнализируют о неподкреплении (Mackintosh, 1974).

Многочисленное применение стимула часто ведет к понижению реактивности. Этот феномен, называемый *привыканием*, габитуацией, представляет собой форму неассоциативного научения, несколько сходного с угасанием. Например, реакция избегания у рыбы в ответ на проходящую над ее головой тень постепенно ослабевает при повторении этого стимула через каждые несколько минут, пока рыба не перестает реагировать на него. Подобным же образом ориентировочная реакция жабы (*Bufo bufo*) на потенциальную добычу постепенно снижается, если несъедобные, похожие на пищу предметы предъявля-

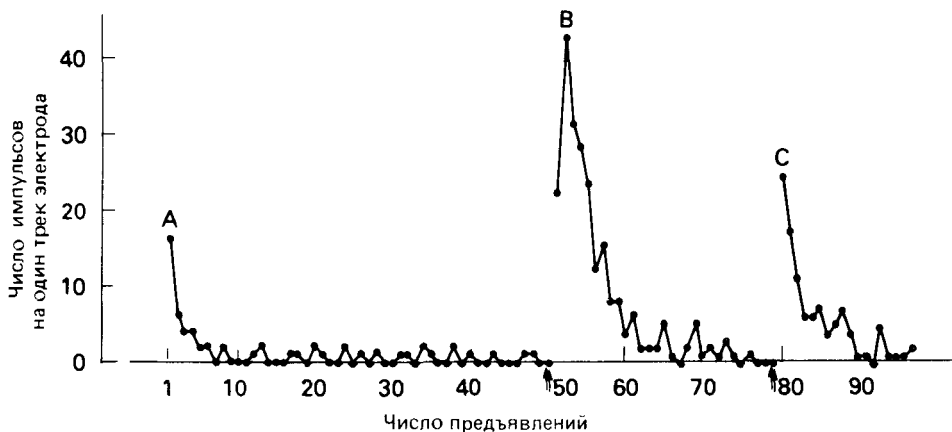


Рис. 17.5. Привыкание и стимулированная дегабитуация (отвыкание) в нейроне, реагирующем на двигательные стимулы. А исходное привыкание; В и С дегабитуация, вызванная внешними стимулами (стрелки). (По Rowell, Horn, 1968.)

ются многократно. Садоводы хорошо знают, что чучела, поставленные для отпугивания птиц, действуют только короткое время и птицы скоро привыкают к ним. Попытки отпугивать птиц от аэродромов передаваемыми по радио криками тревоги натолкнулись на те же проблемы привыкания.

Реакции, на которые развилось привыкание, спонтанно восстанавливаются при отмене стимуляции. Если привыкание с последующим восстановлением реакции повторять неоднократно, то привыкание постепенно становится более быстрым. В этом отношении оно сходно с угасанием. Если в процессе привыкания предъявить новый стимул, то реактивность возрастает, как показано на рис. 17.5. Эта дегабитуация (отвыкание), как считают, объясняется изменениями в уровне активации ЦНС животного и очень похожа на павловское растормаживание.

Привыкание обычно рассматривают как форму научения, и его можно экспериментально отличить от затухания реакции при сенсорной адаптации или утомлении. Привыкание сходно с угасанием тем, что животное научается тормозить реакции, за которыми не следует подкрепления. В обоих случаях наступают спонтанное восстановление и растормаживание под действием посторонних стимулов. Угасание отличается от привыкания тем, что происходит по отношению к ранее

приобретенным реакциям, тогда как реакции, на которые обычно развивается привыкание, являются врожденными, а не выработанными с участием УС.

17.4. Генерализация

Когда у животного выработалась определенная реакция на данный стимул, она может возникать и на другие сходные стимулы. Так, Павлов (1927) указал, что если тактильное раздражение ограниченного участка кожи сделать условным стимулом, то тактильное раздражение других участков кожи тоже будет вызывать некоторый условнорефлекторный ответ, ослабевающий по мере удаления этих участков от того, с которым первоначально был связан условный рефлекс. Явление такого типа называется *генерализацией стимула*. Павлов считал, что она объясняется распространением волны возбуждения, проходящей по коре больших полушарий от центра УС. Однако это объяснение не согласуется с современными взглядами на нейронное строение головного мозга (Thompson, 1965).

Современные объяснения генерализации обращают основное внимание на действующие при этом стимулы. Стимул, применяемый в опыте по выработке условных рефлексов, состоит из совокупности отдельных элементов. Тон, например, характеризуется определенной час-

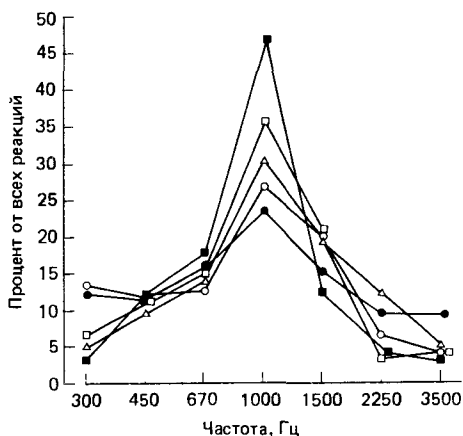


Рис. 17.6. Градиенты генерализации у отдельных голубей, реагирующих на тоны. Частота тренирующего тона 1000 Гц. (По Jenkins, Harrison, 1958.)

тотой, интенсивностью и длительностью. Эти параметры стимула могут приобрести значение условных во время выработки УР. Новый стимул, имеющий общие элементы с данным УС, до некоторой степени способен вызывать УР. Например, если человек легко различает тоны в 1000 и 300 Гц, то у голубей, наученных реагировать на первый из них, наблюдается генерализация и в отношении второго. Однако у этих тонов имеются общие свойства в частности то, что в отличие от естественных звуков каждый из них характеризуется только одной частотой. Этим, возможно, объясняется, почему голуби реагируют на них как на одинаковые. Если такой голубь получит подкрепление на тон в 300 Гц, то он будет менее склонен к генерализации на тоны с частотами, отличными от 1000 Гц. Диапазон генерализации сужается тренировкой дифференцировки (рис. 17.6). Такая тренировка уменьшает число элементов, прочно связанных с подкреплением. Голубя стимулируют обращать внимание на частоту тона на том основании, что другие параметры звука не связаны прочно с подкреплением. Это называют генерализацией по общим элементам.

Генерализация имеет важное значение для многих сторон научения животных. Так, например, во время угашения УР отмена подкрепления меняет среду сти-

мула, в которой был выработан УР. Имеются некоторые данные о том, что снижение реактивности при угашении частично объясняется уменьшением генерализации. Подобным же образом привыкание к одному стимулу приведет к генерализации в отношении другого, сходного. Животное реагирует на этот новый стимул до известной степени так, как если бы он предъявлялся ему ранее. Степень привыкания к новому стимулу зависит от того, насколько он похож на стимул, к которому ранее произошло привыкание. Если стимул и нов, и необычен, произойдет дегабитуация. Таким образом, генерализация стремится противодействовать влиянию новых стимулов на реакции, к которым произошло привыкание.

Павлов считал, что дифференцировки можно добиться, подкрепляя одни свойства УС и не подкрепляя другие. Сначала все свойства УС вызывают УР, но если экспериментатор подкрепляет одни из них и не подкрепляет другие, то мы можем обозначить их соответственно $УС^+$ и $УС^-$. Дифференцировка возможна между свойствами одной и той же физической размерности, например между слуховыми стимулами разной частоты или светом разной яркости. Она также возможна между сочетаниями качественно разных стимулов, которые Павлов (1927) назвал *сложными раздражителями*. Так, $УС^+$ может служить сочетание тона и тактильного стимула, а $УС^-$ один только тактильный раздражитель. После того как животное научилось дифференцировать, тактильный раздражитель больше не будет вызывать УР. Как уже говорилось, во всяком опыте по выработке условных рефлексов присутствуют сложные стимулы в том смысле, что УС неизбежно предъявляется в определенной стимульной ситуации и может быть выделен среди фоновых стимулов только по мере того, как животное научится дифференцировке. В интервалах между сочетаниями будут присутствовать некоторые стимулы, которые животное в начале тренировки связывает с подкреплением (дифференцировка между $УС^+$ и $УС^-$ отсутствует). Поэтому можно ожидать, что при выработке классических условных рефлексов

собаки будут выделять слюну в интервалах между сочетаниями по крайней мере на ранних стадиях эксперимента. Шеф-филд (Sheffield, 1965) сообщил, что у его собак действительно наблюдалось слюноотделение в промежутках между предъявлениями УС, которое с гренировкой постепенно уменьшалось.

17.5. Инструментальное научение

В то время как исследование классических условных рефлексов было начато в России, принципы *инструментальных условных рефлексов* были открыты и разработаны в США. Впрочем, первый шаг в этом направлении, по-видимому, был сделан в трудах Моргана (Morgan, 1852-1936).

Морган относился критически ко многим современным ему исследованиям по психологии животных из-за их слабой методологии и неубедительных толкований. В книге "Introduction to Comparative Psychology" («Введение в сравнительную психологию») (1894) он провозгласил свое знаменитое правило: «Ни в коем случае нельзя считать какое-либо действие результатом упражнения более высокой психической способности, если его можно объяснить на основе способности, стоящей ниже по психологической шкале». Позднее (1900) он пояснил: «Можно добавить, чтобы пределы применения этого принципа не были поняты неверно, что такое правило никак не исключает взгляда на определенное действие как на результат высших мыслительных процессов, если мы уже располагаем независимым доказательством их присутствия в действующем агенте».

Морган оказал значительное влияние на развитие бихевиоризма, в особенности на Уотсона и Торндайка (Thorndike). В 1896 г. он проводил Лоуэлловские чтения в Гарвардском университете, чем побудил Торндайка начать изучение рассудочной деятельности животных. Однажды Морган рассказал Торндайку, как его собака Тоби научилась открывать задвижку на садовой калитке, просовывая голову между рейками штакетника, и тот начал свои исследования вскоре после посещения

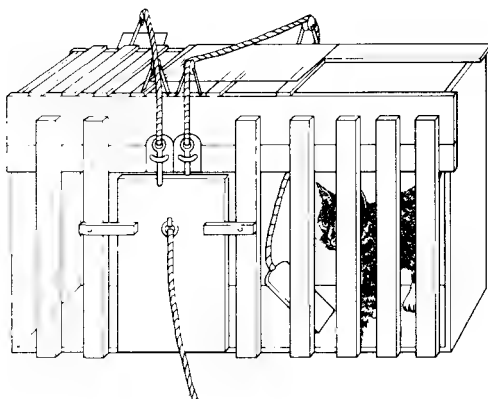


Рис. 17.7. Кошка в одном из торндайковских проблемных ящиков.

Моргана, разработав способы повторения этого наблюдения в контролируемых лабораторных условиях.

Торндайк стал очень заметной фигурой в американской психологии, и полстолетия его теории господствовали как в психологии животных, так и в психологии воспитания. Один видный его современник писал: «Психология научения животных, не говоря уже о научении ребенка, была и все еще остается прежде всего вопросом согласия или несогласия с Торндайком или попытками слегка усовершенствовать его представления. Все мы, американские гештальт-психологи, по-видимому, открыто или скрыто отталкиваемся от концепций Торндайка». (Tolman, 1938.)

Торндайк провел ряд опытов, в которых кошки должны были нажимать на задвижку или тянуть за пружину, чтобы, открыв дверцу, выйти из ящика и получить снаружи пищу. Ящики были сделаны с вертикальными щелями так, что пища была заметна (рис. 17.7). Голодная кошка, впервые посаженная в ящик, производит множество действий, в том числе гнется к пище через щели и скребет предметы, находящиеся внутри ящика. Наконец она случайно ударяет по запирающему механизму и выскакивает наружу. При последующих пробах действия кошки постепенно концентрируются вблизи этого механизма, и прочая активность со временем прекращается. Нако-

нец кошка становится способной правильно вести себя, как только ее поместят в ящик.

Торндайк (1898) назвал научение такого типа «методом проб, ошибок и случайного успеха». Теперь оно называется *инструментальным научением*, поскольку правильная реакция, ведущая к вознаграждению, требует использования «инструментов». Цирковые дрессировщики знали о научении такого типа в течение столетий, но Торндайк первый исследовал его систематически и создал на основе своих наблюдений стройную теорию.

Для объяснения изменений, происходящих в поведении животного в этих опытах, Торндайк (1913) предложил свой «закон эффекта». Он гласит, что для реакции, за которой следует вознаграждение или состояние удовлетворения, вероятность повторения возрастает, а для реакции, вызывающей вредное или неприятное последствие, вероятность повторения снижается. Таким образом, успех инструментального научения приписывается тому факту, что выработанное поведение может быть непосредственно изменено его последствиями. Торндайк (1911) считал, что подкрепление повышает вероятность реакции, с которой оно сочетается, потому что усиливает установленную связь между ней и присутствующей стимульной ситуацией. Этот взгляд стал известен как «теория научения по принципу стимул–реакция», и варианты этой теории господствовали в течение многих лет. Признавая значение закона эффекта как эмпирического факта, современные психологи в то же время сомневаются в том, что поведение непосредственно модифицируется своими последствиями, как предполагали Торндайк и его школа. Чтобы понять это, сначала надо рассмотреть природу подкрепления.

17.6. Подкрепление

Между способом проведения опыта по выработке классического условного рефлекса и постановкой эксперимента по инструментальному научению существует коренное различие. В первом случае связь устанавливается между УС (например,

звонком) и БС (например, пищей). Подкрепление предъясняется независимо от поведения животного. При инструментальном научении подкрепление (например, пища) связано с определенным поведением животного (например, с нажимом на рычаг). Таким образом, при классических условных рефлексах связь устанавливается между стимулом и результатом, а при инструментальном научении она возникает между реакцией и результатом. Такие различия необязательно означают, что в этих двух типах опытов происходят разные виды научения, но они говорят о разных процессах подкрепления.

Как мы видели, согласно взгляду Павлова, наличие подкрепляющего стимула в определенных условиях приведет к тому, что реакции, вызываемые им, будут возникать еще до подкрепления. Ясно, однако, что не всегда подкрепление необходимо для проявления выработанных связей между стимулами. Это яснее всего видно при рассмотрении феномена, называемого *сенсорным предобусловливанием*. При нем два условных стимула ($УС_1$ и $УС_2$) применяются вместе много раз до того, как в опыт вводится БС. За совместным предъяснением $УС_1$ и $УС_2$ следует сочетание $УС_1$ с БС. В заключительной части опыта измеряется сила УР в ответ на $УС_2$.

Первая четкая демонстрация сенсорного предобусловливания принадлежит Бродену (Brogden, 1939), который предъяснял собакам 200 одновременных сочетаний света и зуммера. Затем один из этих стимулов сочетался с электрическим ударом лапы для выработки ее условно-рефлекторного сгибания. Применения второго УС вызывали в среднем 9,4 УР по сравнению со всего лишь 0,5 УР в контрольных опытах без предварительного сочетания зуммера и света. Более поздние опыты показывают, что лучшие результаты получаются при меньшем числе предварительных сочетаний и когда два УС предъясняются не одновременно, а с промежутком в несколько секунд (Mackintosh, 1974).

Результаты опытов с сенсорным предобусловливанием ясно показывают, что

сочетания двух нейтральных стимулов достаточно, чтобы установить некоторую связь между ними. По-видимому, при слишком частом применении этих стимулов наступает известное привыкание, и научение не улучшается. Совершенно независимо от того, что эти результаты нельзя удовлетворительно объяснить теорией стимул-реакция, ясно, что для образования связи между двумя нейтральными стимулами нет необходимости в подкреплении. Поэтому павловское подкрепление не является обязательным условием образования связей, но оно облегчает их образование и делает их устойчивыми к привыканию. Как мы увидим дальше, животные вполне способны научиться тому, что некоторые стимулы несущественны для их текущих мотивационных потребностей, и поэтому неудивительно, что связи, образованные между двумя нейтральными стимулами, должны быть временными.

Обратимся теперь к вопросу об *инструментальном подкреплении*. Закон эффекта Торндайка лег в основу бихевиористского подхода к научению животных. Крайнюю позицию занял Гарвардский бихевиорист Скиннер (Skinner), который определил подкрепление, исходя из закона эффекта. По Скиннеру, подкреплением является любое событие, которое, сочетаясь с каким-нибудь видом поведения, будет делать его более частым. Скиннер (1938) считал также, что любое подкрепление может усилить любую реакцию в присутствии любого стимула при условии, что этот стимул ощущается животным, а реакция лежит в пределах его возможностей. Таким образом, предполагалось, что реакция и подкрепление по существу произвольны. Это стало широко распространенной точкой зрения среди теоретиков научения до конца 50-х годов.

Подкрепление, побуждающее животное приближаться к стимулам, которые оно связывает с этим подкреплением, обычно называется «положительным». Если же подкрепление заставляет животное в дальнейшем избегать данной ситуации, оно считается «отрицательным».

Животные могут научиться бояться некоторых ситуаций, испытав в них боль

или стресс. В дальнейшем они могут избегать таких ситуаций при столкновении с ними. Сходным образом ситуации, в которых на животное действуют естественные вызывающие страх стимулы, могут по ассоциации вызывать страх, даже когда животное не испытывает боли. Но многократное применение таких стимулов может привести к привыканию, и животное перестанет их избегать.

Как мы видели, неприятные стимулы применимы в опытах по классическим условным рефлексам. Одно из первых таких исследований принадлежит В. М. Бехтереву (1913), который раздражал переднюю лапу собаки слабым электрическим током (БС) вслед за звуковым стимулом тоном (УС). Сначала собака сгибала лапу в ответ на ток (БР), а после ряда сочетаний УС и БС – в ответ на тон (УР) в отсутствие тока. Классическая оборонительная условная реакция многие годы оставалась парадигмой научения избеганию.

По Торндайку (Thorndike, 1913) наказание вызывает такую же силу реакции, что и вознаграждение. Согласно положительному закону эффекта, если за реакциями следует состояние удовлетворения, вероятность их возникновения возрастает. Отрицательный закон предполагает, что вероятность возникновения реакций, приводящих к неприятным последствиям, снижается. Однако в конечном счете Торндайк (1932) на основании некоторых опытов пришел к заключению, что закон эффекта неприменим к наказанию. В этом отношении с ним соглашались Скиннер (Skinner, 1938, 1953) и Эстес (Estes, 1944). Общее мнение, по-видимому, сводилось к тому, что наказание не ослабляет связи стимул-реакция, хотя иногда оно временно подавляет наказуемое поведение. Более поздние данные говорят о том, что наказание может быть эффективным с точки зрения модификации поведения, когда его сочетают с определенной реакцией (Church, 1963, 1969).

17.7. Оперантное поведение

Скиннер (Skinner, 1937) ввел различие между оперантным и реактивным пове-

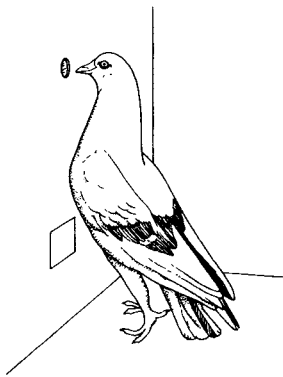


Рис. 17.8. Голубь, клюющий ключ в скиннеровском ящике.

дением. *Оперантным* он назвал спонтанное действие без какого-либо очевидного стимула. *Реактивным* является всякое поведение, совершаемое в ответ на определенный стимул. Скиннер полагал, что любое оперантное поведение модифицируется и эффективно контролируется сочетанием с ним подкреплением. Мысль о том, что поведением животного можно полностью управлять, создав соответствующий порядок подкреплений, явилась крайней бихевиористской точкой зрения (Skinner, 1938). Бихевиористская философия Скиннера произвела революцию в экспериментальных методиках, влияние которой ощущается до сегодняшнего дня.

Вместо неоднократного применения сочетаний, характерного для классической выработки условных рефлексов, и опытов с использованием проблемных ящиков и лабиринтов Скиннер разработал методику свободного оперантного поведения, при которой животному позволяют совершать различные действия, а экспериментатор старается управлять последствиями. Чаще всего для опытов такого рода выбирались крысы и голуби, хотя использовались также и многие другие животные, а также человек. Оперантная выработка условного рефлекса состоит главным образом в том, что животное «тренируют» на выполнение задачи, за которой следует вознаграждение. Крысу можно заставлять нажимать на рычаг,

голубя — клевать освещенный круг, называемый «ключевым стимулом». Такая методика тренировки обозначается термином «shaping» (формирование поведения).

Рассмотрим, как обучают голубя клевать ключевой стимул для получения корма. Голодного голубя помещают в маленький ящик с механизмом для подачи зерна и с «ключом» на уровне головы (рис. 17.8). Такого рода устройство называют «скиннеровским ящиком». О подаче корма обычно сигнализирует маленькая лампочка, освещающая зерно. Голуби быстро научаются связывать включение света с появлением корма; они подходят к подающему механизму и съедают зерно всякий раз, как включается свет. Следующая стадия обучения состоит в согласовании подачи пищи с каким-нибудь типом поведения голубя. Обычно от голубя требуется, чтобы он клевал ключ, но Скиннер считал, что можно формировать любую реакцию и что голубей за вознаграждение можно научить чистить перья или описывать круги по ящику. Клевания ключа можно добиться, выдавая вознаграждение только в ответ на движения, которые постепенно становятся все более похожими на удар клювом по ключу. Так, сначала голубь научается за вознаграждением подходить к ключу; затем он получает вознаграждение, только если стоит прямо, держа около ключа голову. На этой стадии голубь обычно клюет ключ самостоятельно, но его можно и побудить к этому, на время приклеив к ключу пшеничное зерно. Своим клеванием голубь замыкает чувствительный контакт в электрической цепи, которая производит автоматическую подачу корма. Начиная с этого момента, голубь награждается, только когда клюет ключ, и ручное управление вознаграждением больше не требуется. Теперь животное готово для использования в опыте.

Такая оперантная методика применяется во многих типах экспериментов. Например, выработку дифференцировки можно изучать, вознаграждая животных только за реакции на определенный цвет или рисунок или давая им выбирать между двумя сигнальными раздражителями, различающимися визуально. Эта методи-

ка оказалась особенно полезной для изучения действия разного типа вознаграждений. Так, можно вознаграждать голубя не просто за каждый, а за каждый N-й удар клювом, устанавливая в итоге определенное отношение между числом ударов и числом вознаграждений. Такой метод называется *вознаграждением по постоянному соотношению*. Другие обычно применяемые схемы опыта включают *временное соотношение*, *постоянный интервал* и *переменный интервал*. При интервальной схеме вознаграждение дается через интервалы времени, выбранные экспериментатором. Животное вознаграждается за первую реакцию после некоторого интервала. Оказалось, что разные схемы вознаграждения по-разному влияют на действия животного. Так, например, применение переменных интервалов создает очень равномерную частоту реакций и служит хорошей опорной величиной, относительно которой можно испытывать влияние на поведение различных факторов, например величины вознаграждения.

Считается, что Скиннер рассматривал бихевиоризм как философию науки о поведении, а не как собственно науку. Его подход был операционалистским, а психология антитеоретической. Хотя Скиннер полагал, что всякое поведение создается подкреплением, он признавал (1975), что «естественным отбором объясняется тот факт, что люди реагируют на стимулы, воздействуют на среду и изменяют свое поведение под влиянием связи с подкреплением». Точно так же «тот факт, что оперантные условные рефлексy, подобно всем физиологическим процессам, являются результатом естественного отбора, проливает свет на вопрос о том, какого рода последствия служат подкреплением и почему».

Подход Скиннера основан на том, что подкрепление способно изменять поведение. Его утверждение о возможности модификации любой деятельности иллюстрируется разными играми, которым можно обучать голубей. Так, он описывает (1958), как «голубя тренировали пускать деревянный шар по миниатюрному желобу в направлении расставленных игрушечных кеглей, толкая его резким боковым

движением клюва. Результат поразил нас... Это зрелище произвело такое впечатление на Бреленда, что он отказался от многообещающей карьеры в области психологии и стал платным дрессировщиком».

По иронии судьбы именно К. и М. Бреленды (K. Breland, M. Breland, 1961) первые усомнились в том, что любая деятельность может быть изменена подкреплением. Они обнаружили, что при попытках научить животных разным трюкам некоторые виды активности оказывались устойчивыми, т. е. подкрепление на них не влияло. Так, например, они старались научить свинью вкладывать «монету» в особую «копилку». Свинья поднимала соответствующий деревянный значок, но вместо того, чтобы опустить в контейнер, многократно роняла его на пол, «толкала пяточком, поднимала, снова роняла, подгоняла пяточком, подбирала, подкидывала в воздух, роняла, снова толкала пяточком и т. д.» (K. Breland, M. Breland, 1961). Подобным же образом некоторые цыплята настойчиво скребли землю, когда от них требовалось простоять 10-12 с на платформе, чтобы получить вознаграждение. Впоследствии появилось много сообщений такого рода. Так, Севенстер (Sevenster, 1968, 1973) успешно обучал самцов трехиглых колюшек (*Gasterosteus aculeatus*) проплывать через узкое кольцо, чтобы приблизиться к самке. Но ему не удалось научить самцов за то же вознаграждение кусать стеклянный стерженек, потому что самец упорно направлял на него свое ухаживание. Обзор этих и других исследований дает С. Шеттлворт (Shettleworth, 1972).

Бреленды (Breland, Breland, 1961) толкуют свои данные как свидетельство инстинктивного смещения, при котором «выученное поведение смещается в сторону инстинктивного» всегда, когда сильные врожденные инстинкты животного сходны с условной реакцией. Эти авторы указывают, что их данные нарушают принцип наименьшего усилия, выдвинутый Скиннером (Skinner, 1938), согласно которому животные стремятся получить вознаграждение самым быстрым и самым удобным способом. В их исследованиях

вознаграждение значительно задерживается из-за «неправильного» поведения животных. В гл. 18 мы рассмотрим дру-

гие примеры такого рода и постараемся оценить, в какой степени их может объяснить общая теория научения.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Классическая, или павловская, выработка условного рефлекса ведет к образованию связи между ранее значимым (безусловным) и ранее нейтральным (условным) стимулами, в результате чего животное начинает реагировать на последний (условным рефлексом) так, как раньше отвечало (безусловным рефлексом) на первый из этих стимулов.
2. Процесс установления связи, называемой выработкой условного рефлекса, обычно требует нескольких предъявлений условного стимула, сопровождающихся каким-нибудь подкреплением.
3. В результате привыкания или угасания происходит снижение реактивности. Привыкание наступает в результате многократного предъявления стимула без немедленных последствий. Угасание происходит при многократном предъявлении условного стимула без подкрепления.
4. Генерализация означает, что животное отвечает на какой-либо стимул, сходный с условным.
5. Инструментальное научение, по-видимому, отличается от классической выработки условного рефлекса, потому что животное должно отреагировать прежде, чем получит подкрепление. Однако невозможно проводить опыт по инструментальному научению, не создавая одновременно предпосылок для классической выработки условного рефлекса. Возможно, что подкрепление на самом деле не является необходимым для образования приобретенных реакций.

Рекомендуемая литература

- Breland K., Breland M. (1961) The misbehavior of organisms, *American Psychologist*, **16**, 661–664.
- Mackintosh N. J. (1983) *Conditioning and Associative Learning*, Clarendon, Oxford.

18. Биологические аспекты научения

Механизмы научения животных сложны в части потому, что простые формы научения, такие, как привыкание, сосуществуют с более сложными процессами. Например, у людей мы находим привыкание, условные рефлексы, инструментальное научение, рассудочную и когнитивную деятельность. Животные, может быть, не так легко научаются на основе опыта и рассудочной деятельности, однако многие из них в известной степени несомненно обладают этими способностями. Правда, разные виды животных значительно различаются по своей экологии и эволюционной истории. Не значит ли это, что естественный отбор формировал способности к научению каждого животного в соответствии с его экологической нишей? Многие биологи поддерживают эту точку зрения. Психологи склонны считать, что некоторые механизмы научения являются общими для многих видов. Оправдан ли такой взгляд? В настоящей главе мы попытаемся ответить на этот вопрос.

8.1. Эволюционные аспекты научения

При научении поведенческий репертуар животного меняется навсегда. Хотя выученное поведение может угаснуть или забыться, животное никогда не вернется к своему прежнему состоянию. Как было показано в гл. 17, кажущаяся утрата навыка в действительности большей частью представляет собой выработанное торможение предшествующего научения. Научение меняет психологическую структуру животного и тем самым может, по-видимому, изменить его приспособленность.

Процессы научения издавна подверга-

ются естественному отбору. Поэтому можно ожидать, что последствия научения адаптивны и увеличивают приспособленность животного. Это давно признано и психологами (например, Thorndike, 1911; Seligman, 1970), и этологами (например, Lorenz, 1965), однако систематических попыток рассматривать научение в свете эволюционной теории сделано мало.

При неизменной среде животные ничего не выигрывали бы от научения. Естественный отбор устанавливал бы совокупность простых правил, определяющих надлежащее поведение в той или иной ситуации и входящих в качестве постоянного элемента в психологическую структуру животного. Некоторые свойства среды не меняются, и мы обычно видим, что реакция животных на них стереотипная, врожденная. Так, например, земное притяжение является универсальным свойством среды, и антигравитационные рефлексы имеют тенденцию к устойчивости и стереотипности (Mittelstaedt, 1964; Delius, Vollrath, 1973).

Некоторые свойства среды меняются на основе суточных, лунных или сезонных циклов. Адаптироваться к таким изменениям животному также не обязательно. Как указывалось в гл. 16, фундаментальные черты его физиологической и мотивационной структуры могут меняться периодически в ходе акклиматизации или под действием биологических часов. Обычно животное реагирует на предсказуемые с эволюционной точки зрения изменения среды с помощью заранее запрограммированных изменений своей структуры (McFarland, Houston, 1981).

Изменения в течение жизни животного

тоже могут быть предсказуемы с эволюционных позиций. В некоторых случаях поведение животного меняется при созревании без участия научения, однако иногда научение для этого необходимо, но является заранее запрограммированным, т.е. происходит на определенной стадии развития животного более или менее независимо от изменчивости индивидуального поведения. Например, у человека дети обладают поразительной способностью к овладению языком в возрасте от двух до семи лет, какой бы язык они не слышали вокруг себя. Подобным же образом у некоторых птиц известны определенные периоды восприимчивости, в которые они обычно учатся пению, слыша своих родителей или сородичей. Такое научение заранее запрограммировано, т.е. происходит в определенный период жизни независимо от индивидуальных условий существования. Ребенок в одном окружении научится немецкому языку, в другом — английскому. Птица в одной среде может научиться одному типу пения, а в другой среде — другому.

В гл. 20 мы увидим, что у молодых животных на определенных стадиях развития происходит импринтинг, т.е. запечатление некоторых свойств среды, в ходе которого они узнают о некоторых особенностях родителей, братьев, сестер или местообитания. Такой импринтинг может повлиять на будущий выбор местообитания, ухаживание и общественное поведение животного. Почему одним животным нужно таким способом узнавать о свойствах их местообитания, родителей или будущих партнеров, тогда как у других видов животных импринтинг неизвестен? Ответить на этот вопрос трудно. Вероятно, в случае выбора местообитания импринтинг помогает животному попасть в условия, сходные с теми, в которых обитают его сородичи, и тем самым увеличить свою приспособленность (см. гл. 6).

Бейтсон (Р. Bateson, 1979) высказал мысль, что некоторым птенцам нужно выделять родителей, которые заботятся о них среди прочих представителей вида, так как родители отличают своих птенцов от чужих, а на чужих могут напасть.

Бейтсон предположил также, что импринтинг, позволяя животному различать близких сородичей, впоследствии помогает ему выбрать несколько отличающегося партнера, за счет чего устанавливается равновесие между инбридингом и аутбридингом. Когда проблемы, встающие перед молодым животным, слегка меняются от поколения к поколению, особи, предрасположенные к узнаванию определенных особенностей среды, например характера местообитания, близких сородичей и источников пищи, могут получить определенное преимущество. Такой вид научения является формой «*сопряженного созревания*» (contingent maturation), при котором процессу развития сопутствует приобретение определенного опыта.

Непредсказуемые изменения среды, происходящие в течение жизни отдельной особи, не могут быть предусмотрены наперед запрограммированными формами научения. Для того чтобы адаптироваться к таким изменениям, животное должно полагаться на собственные ресурсы. Способность изменять поведение надлежащим образом перед лицом неожиданных изменений среды обычно считается признаком интеллекта. Но нельзя забывать, что многое можно объяснить обычными механизмами научения.

Исторически сложилось так, что научение исследовалось в искусственных лабораторных условиях, и мало внимания обращалось на специфические потребности и заботы животного. Однако, как было сказано в конце гл. 17, сомнения в эффективности подкрепления впервые возникли у психологов. Общая реакция на то, что подкрепление не всегда способно изменить поведение так, как намеревался экспериментатор, выразилась в отрицании каких-либо общих законов научения. Была высказана мысль, что способность к научению у разных видов животных строго соответствует экологическим ограничениям, типичным для образа жизни данного вида (например, Rozin, Kalat, 1972; Skettleworth, 1972). Для этологов и эволюционных биологов такая концепция, конечно, заманчива, но означает ли она, что мы обязательно должны отка-

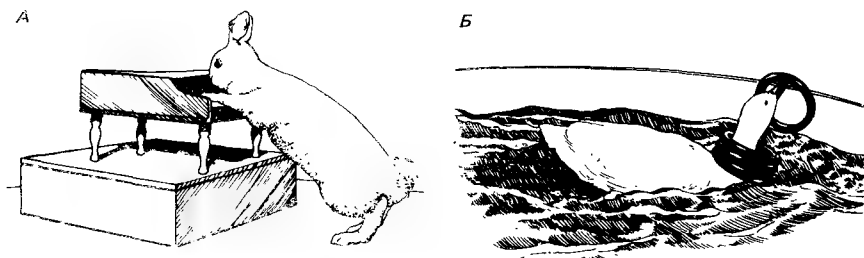


Рис. 18.1. Примеры фокусов, которым Бреленд (Breland) обучал животных оперантными условно-рефлекторными методами. А. Кролик несколько раз пробегает лапами вверх и вниз по клавиатуре для получения вознаграждения. Б. Утка должна собрать несколько колец, чтобы получить вознаграждение.

заться от всяких попыток определить общие принципы научения? Проблема эта противоречива, и прежде чем прийти к какому-нибудь выводу, нужно еще раз обратиться к роли подкрепления в инструментальном научении.

18.2. Границы научения

При инструментальном научении животное получает подкрепление за совершение какого-нибудь действия. Подкрепление должно быть произведено в некоторой стимульной ситуации. Определенные черты стимульной ситуации будут регулярно сочетаться с подкреплением, создавая таким образом необходимые условия для классической выработки условного рефлекса. Подкрепление, применяемое в опытах по инструментальному обучению, является также потенциальным классическим БС, который автоматически вызовет врожденную совокупность рефлексов. У кур к этим реакциям относится разрывание почвы лапами в поисках пищи, у свиней рытье земли рылом реакции, которые станут классическими условными рефлексами в ответ на стимулы, регулярно сопровождающие еду (Breland, Breland, 1961) (рис. 18.1).

Как же тогда обстоит дело с реакциями, произвольно выбираемыми Скиннером и его последователями для подкрепления?

Мур (Moore, 1973) указал, что почти во всех случаях это не просто случайные реакции, а часть репертуара инстинктивного поведения, обычно связанного с вознаграждением. Так, упомянутое тот-

кательное движение, производимое голубем в скиннеровском «кегельбане», составляет неотъемлемую часть пищевого поведения голубя: отбрасывание земли в сторону для обнаружения семян. Если это толкование правильно, то можно ожидать, что голуби, клюющие ключ для получения пищевого вознаграждения, будут проделывать это иначе, чем за вознаграждение в виде воды. Соответствующий фильм о голубях показывает, что это действительно так (рис. 18.2). Когда студентов, не знающих, какое из подкреплений было дано, просили различать заснятые опыты с использованием корма или воды, они давали правильный ответ в 87% случаев (Moore, 1973). Для получения пищи птицы производят сильные, резкие удары по ключу открытым клювом. Когда они клюют, чтобы получить воду, клюв закрыт, а прикосновение к ключу более длительное. При этом часто наблюдаются сосущие (глотательные) движения, характерные для питьевого поведения голубя (в отличие от других птиц голуби пьют, всасывая воду).

Другие данные относятся к феномену, получившему название «*autoshaping*» (самостоятельное формирование поведения). Если многократно сочетать освещение ключа и появление пищи, то голуби начинают клевать ключ без какой-либо описанной выше тренировки («*shaping*») (Brown, Jenkins, 1968). Клевание ключа в большом числе опытов по оперантным условным рефлексам вырабатывается не в результате инструментального подкрепления, а непосредственно по Павлову: с



Рис. 18.2. Клевание ключа голубями для получения корма и воды: *А*—для получения воды; *Б*—для получения корма в опыте типа «autoshaping». (С разрешения В. Moore.)

зерном сочетается освещенный ключ, и голуби клюют его, как будто это зерно. Это можно продемонстрировать еще очевиднее, если освещение ключа сочетать с подкреплением, для которого клевание не является естественной реакцией голубей, например с половым вознаграждением. Спариваемые самец и самка помещаются в соседних камерах, разделенных падающей дверцей. Один раз в день включается световой стимул, и скользящая дверца поднимается, чтобы самец мог начать ухаживание. После 5–10 проб самцы начинают выполнять условные реакции на световой стимул. Они направляют свое ухаживание на свет и ведут себя так, как будто это самка (Moore, 1973).

Для того чтобы голубь не получил какого-нибудь инструментального подкрепления в опытах такого типа, можно не давать ему пищу в ответ на клевание ключа. Сила павловского условного рефлекса такова, что голуби, у которых наблюдается «autoshaping», все равно продолжают его клевать (Williams, Williams, 1969). Эти и другие эксперименты, использующие «autoshaping», вне всякого сомнения, установили, что сложные виды поведения—питание, питье и ухаживание—можно получить путем классической выработки условного рефлекса. Они говорят также о том, что многие случаи так называемого оперантного поведения, возникающего при инструментальном научении

(например, «shaping»), на самом деле относятся к классическим условным рефлексам. Но это не значит, что надо обязательно отказаться от закона эффекта.

18.3. Научение избеганию врагов

Реакции избегания представляют собой форму оборонительного поведения, за счет которого животные сводят к минимуму попадание в ситуации, представляющие опасность. Стимулы, вызывающие страх, могут быть сигнальными (см. гл. 20) и вызывать реакцию без какого-либо предварительного опыта. Так же могут действовать и стимулы, с которыми реакция страха или избегания образовала условную связь. К вызывающим врожденное поведение избегания относятся стимулы, связанные с хищниками (например, силуэты, похожие на ястреба, которых избегают птенцы) и с ядовитыми растениями и животными, например змеями и грибами. Врожденное поведение избегания весьма неодинаково у разных видов. Оно выражается в опенении (в особенности у животных, обычно хорошо замаскированных), в бегстве, поиске укрытия и тигмотаксисе (т. е. в прижимании к предметам и избегании открытых пространств), в предупреждающих сигналах, служащих для отпугивания нападающего или для оповещения других животных. На



Рис. 18.3. Отпугивающий узор на крыльях бражника, потревоженного потенциальным хищником. Внезапное появление пятен, похожих на глаза, часто отпугивает мелких птиц.

рис. 18.3 и 18.4 приведены некоторые примеры.

В естественной среде обитания животное, обучающееся избегать хищников посредством проб и ошибок, пережило бы лишь несколько таких проб. Поэтому животные большей частью обладают врожденными защитными реакциями, рефлексаторными по своей природе, хотя и изменяемыми научением. Р. Боллс (R. Bolles, 1970) указал, что экспериментатор в опыте по научению избеганию намеренно или в силу устройства аппаратуры выбирает эффективную реакцию избегания, которая будет или не будет совпадать с врожденной реакцией животного. Степень совместимости врожденного и вырабатываемого в эксперименте поведения сильно влияет на легкость, с какой приобретает реакция избегания.

В течение многих лет психологи сообщали о значительных различиях в легкости, с какой животные научаются реакциям избегания (Mackintosh, 1974). Так, крысы приблизительно за пять проб научаются перебегать из одного ящика в другой, избегая удара током, но им требуются сотни проб, чтобы для избегания тока научиться нажимать на рычаг. Голуби в этих условиях с большим трудом научаются клевать ключ, но с меньшим — нажимать на педаль. Еще один усложняющий фактор — разница врожденных реакций избегания в зависимости от ситуации. Так, в ответ на удар током крысы обычно убегают, когда есть возможность убежать, и замирают, когда ее нет. Если в такой ситуации присутствует какая-то

«мишень», например другой представитель того же вида, действие тока может вызвать агрессивное поведение (Logan, Voise, 1969). Если ситуация требует, чтобы животное приблизилось к стимулу, связанному с током, тогда выработка реакции избегания становится очень трудной. Такое наблюдается, когда крыса должна нажать на рычаг прямо под источником света, предупреждающим о токе. Если же сигнальный свет находится далеко от рычага, выработать условную реакцию гораздо легче (Biederman et al., 1964). Применение тока в аппарате с открытым пространством продлевает вре-



Рис. 18.4. Пример пуга.

мя, которое крысы проводят в тесном соприкосновении со стенкой (Grossen, Kelley, 1972). Избегая удара током, эти животные быстрее научаются прыгать на возвышение, находящееся рядом со стенкой, чем на расположенное в середине такого аппарата.

Согласно традиционной теории научения, врожденные оборонительные реакции представляют собой БР. Павловский анализ научения такого типа включает два кардинальных положения (Mackintosh, 1974). Во-первых, успешные реакции избегания тесно связаны с реакциями, которые обычно вызываются неблагоприятным стимулом. Как мы видели, научение избеганию идет гораздо быстрее, если рефлекс, вырабатываемый экспериментатором, совместим с естественной реакцией животного на применяемое «наказание». Мы вкратце проиллюстрируем этот принцип в другом месте.

Второе павловское положение гласит, что выработка реакции избегания не должна непосредственно зависеть от возможности избегания как такового. Именно применение отрицательного подкрепления усиливает реакцию, вызываемую этим подкреплением. Отсутствие подкрепления, являющееся или не являющееся результатом избегания, не улучшает процесс классической выработки УР. Здесь, однако, стоит указать, что отсутствие подкрепления иногда не оказывает действия, а иногда оказывает сильное влияние на научение избеганию (Mackintosh, 1974). Так, например, серебряные караси плывут из одного отделения аквариума в другое, когда это избавляет их от удара током, но они плывут с той же готовностью, когда этот удар неизбежен (Woodward, Bitterman, 1973). И напротив, отключение тока служит эффективным подкреплением, заставляющим морских свинок бегать в колесе (Brogden et al., 1938) или крыс перебегать из одного отделения ящика в другое (Miller, 1948). Эта методика лучше применяемой при классической выработке УР (рис. 18.5).

Макинтош (Mackintosh, 1974) указывает, что разница между классическим и инструментальным подходами к выработке реакции избегания может быть связана

с вопросом о том, сигнализируют ли внешние стимулы об ударе током или о безопасности и образуют ли реакции на эти стимулы адекватные обратные связи у животного. В тех случаях, когда животное избегает тока, выпрыгивая из ящика или убегая от опасного стимула, само избегание отлично от других форм поведения животного и переносит его в иную внешнюю стимульную ситуацию. Впрочем, для непрерывно плавающего караса уплывание в определенное место (для избегания тока) не очень отличается от обычного поведения. В то же время для неподвижно сидящей крысы убежание туда, где она не получит удара током, представляет собой особую реакцию с ее очевидными последствиями. Поэтому не следует удивляться тому, что крысе легче научиться реакции избегания такого типа, чем нажиму на рычаг.

Крысы, которые могут нажать на рычаг, чтобы избежать удара током и попасть в отделение ящика, где тока никогда не бывает, обучаются нажимам быстрее, чем крысы, которые могут нажимать на рычаг, но при этом не получают доступа в такое отделение (Masterton, 1970). Простой нажим на рычаг оставляет животное в более или менее той же внешней стимульной ситуации, что и раньше, а убежание в другое отделение удаляет его от стимула, связанного с током. Научение избеганию идет гораздо эффективнее в перегородженном ящике с одним «электрическим» отделением, чем в таком же ящике с поочередным включением тока в обеих его половинах, вероятно, потому, что в последнем случае нет участка, ассоциирующегося у крыс с безопасностью.

18.4. Научение избеганию болезни

Мы видели, что интероцептивные сигналы могут действовать как павловские условные стимулы (гл. 17) и что научение играет важную роль в гомеостазе (гл. 15), особенно в регуляции питания. Свидетельства важной роли научения были получены на раннем этапе исследования животных, лишенных определенных ингредиентов пищи. Классические работы Харриса и др. (Harris et al., 1933) и Рихтера и

др. (Richter et al., 1937) ясно показали, что крысы при нехватке тиамина начинают предпочитать пищу, содержащую это вещество. Скотт и Верни (Scott, Verney, 1947) давали испытывающим недостаток тиамина крысам имеющую выраженный вкус пищу с тиаминном и безвкусную пищу без тиамина. После того как возникло предпочтение к пище с определенным вкусом, он был перенесен на корм без тиамина, но крысы в выборе еды продолжали ориентироваться на вкус. Это говорит об отсутствии специфического узнавания тиамина.

Признать, что предпочтение определенной пищи развивается с участием научения, трудно главным образом из-за того, что между пищевым поведением и его подкрепляющими последствиями проходит много времени. В случае недостатка натрия крыса может научиться узнавать, какая пища содержит поваренную соль, попробовав ее на вкус и таким образом получив быстрое подкрепление, стимулирующее выбор того или иного корма. Но при недостатке витамина животное не способно непосредственно обнаружить необходимое вещество в пище. Свойства пищи проявятся только после того, как часть ее будет переварена и в физиологическом состоянии животного произойдет соответствующее изменение. Хотя высказывалось предположение (например, Scott, Verney, 1947), что животные научаются связывать стимульные свойства пищи с последующим улучшением самочувствия, эта точка зрения была в то время неприемлема для большинства психологов по двум главным причинам. Во-первых, общее понятие хорошего самочувствия довольно неопределенно и напоминает концепцию гедонизма (Young, 1961). Во-вторых, предполагалось, что промежутки между поеданием пищи и его последствиями гораздо длиннее необходимого для эффективного научения. Были попытки обойти эту вторую трудность постулированием некоего связующего процесса, например продолжительного ощущения вкуса съеденной пищи. Но было показано, что таких возможностей нет.

Гарсия и др. (Garcia et al., 1955) кор-

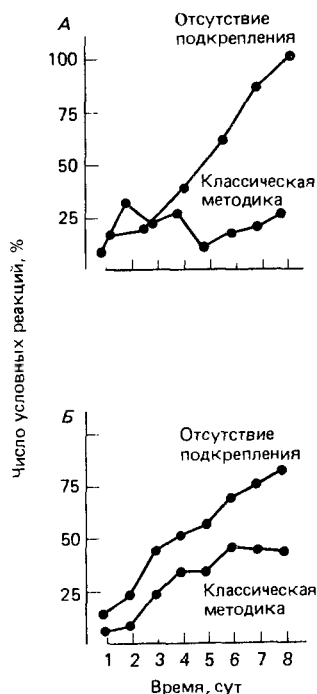


Рис. 18.5. Сравнение классической методики подкрепления и методики его отмены. А. Бег морских свинок в колесе (по Brogden et al., 1938). Б. Условнорефлекторное сгибание ноги у собак. (По Wahlsten, Cole, 1972.)

мили крыс безвредным веществом, а затем вызывали физиологическое последствие независимым от питания способом. После гамма-облучения у крыс возникало отвращение к ранее предпочитавшейся воде с сахарином. Гарсия и др. (1961) указали на значение эффекта такого типа для психологии научения животных и привели девять подтверждающих его опытов. Однако прошло еще 10 лет, прежде чем весь смысл этого феномена получил должную оценку и ученые поняли, что потребность в определенном веществе и избегание отравления являются разными сторонами одного и того же явления.

Сотни лет люди старались истреблять местные популяции крыс разными средствами, в том числе отравой. Были испробованы самые разнообразные яды (Chitty, 1954), но с ограниченным успехом. Вечной проблемой был вошедший в поговорку страх крыс перед приманками (Rzoska, 1953). Как было указано в гл. 15,



Рис. 18.6. Крыса, питающаяся в своей естественной среде.

крысы стараются избегать незнакомой пищи и пробовать ее осторожно. Животное, проглотившее небольшой кусочек отравленного корма и выжившее, никогда больше не притронется к нему (рис. 18.6). Ревуски и Гарсия (Revusky, Garcia, 1970) так описывают лабораторные опыты, демонстрирующие такое поведение:

«Животному дают проглотить пищу с характерным вкусом, например раствор сахара, а затем подвергают его неблагоприятному последствию, вызываемому такими независимыми от еды средствами, как инъекция яда или рентгеновское облучение. Оправившись, животное будет избегать вещество с этим вкусом. Крыса ведет себя так, как будто думает, что заболела, поев его. Это специфическое отвращение не возникнет, если ухудшение здоровья наступило без предварительного поедания особой пищи или если после ее поедания самочувствие не изменилось. Этот механизм отличается от обычно исследуемых типов научения тем, что может наступить после одного сочетания, даже если между поеданием корма и ухудшением здоровья проходит несколько часов».

Мало что известно о природе внутренних сигналов, с помощью которых животное оценивает свое относительно болезненное или здоровое состояние. Трейсмен (Treisman, 1977) предположил, что тошнота и рвота, которые характерны для морской болезни человека и возникают при ненормальной зрительно-вестибулярной стимуляции (Howard, 1982), про-

исходят потому, что для животного одним из первых показателей отравления является нарушение в вестибулярной системе. Поэтому рвота служит для удаления всякого яда из этой системы, а возникающее вслед за этим угнетенное состояние заставляет животное сохранять покой во время выздоровления. Таким образом, Трейсмен полагает, что у вестибулярной системы, особенно чувствительной и подверженной проникновению мелких молекул, развилась вторая функция детектора яда. Эта гипотеза еще нуждается в подтверждении.

Болезнь можно считать функцией общего физиологического состояния животного. Можно предположить, что именно степень изменения этой функции животное связывает с пищевыми стимулами (McFarland, 1973). Такой ход рассуждений ведет к следующему выводу:

«Животное не может одновременно научиться предпочитать вещества с определенным вкусом на основе улучшения физиологического состояния и избегать их на противоположной основе. Эти два процесса просто будут гасить друг друга. Например, животное, научаясь избегать определенный вкус из-за следующей за ним болезни, должно также научиться приближаться к источнику этого вкуса после выздоровления» (McFarland, 1973).

Розин и Кейлат (Rozin, Kalat, 1971) отмечают, что многие данные, которые, казалось бы, свидетельствуют о положительных предпочтениях, можно истолковывать как примеры выработанного отвращения. Проблема состоит в том, что во многих опытах по проверке предпочтений (например, Garcia et al., 1967; Campbell, 1969; Zahorik, Maier, 1969) крысы лишены должного выбора. Загорик и Майер позволяли им выбирать между вкусом, связанным с выздоровлением после недостатка какого-либо вещества, вкусом, связанным с таким недостатком, и новым вкусом. Однако крысы не получали корма со знакомым им «безвредным» вкусом. Поэтому возможно, что кажущееся предпочтение пищи, приводящей к выздоровлению, объяснялось просто избеганием крысами остальных видов корма (ввиду новизны одного из них и неполноценности второго).

В ряде работ сделаны попытки продемонстрировать отчетливое положительное предпочтение (например, Revusky, 1967; Zahorik et al., 1974), но вопрос остается спорным (McFarland, Rozin, 1976a). Положение осложняется тем, что крысы испытывают естественное отвращение к новой пище, хотя у животных, получающих неполноценный корм, эта реакция изменена. Например, крысы, лишенные тиамина, сразу же начинают заедать и предпочитают новые виды пищи, даже если в ней нет тиамина, а в старую не добавлен (через несколько дней такое предпочтение становится обратным) (Roders, Rozin, 1966). Розин (Rozin, 1968) обнаружил, что, когда крысе, страдающей от отравления или дефицита какого-либо вещества, предоставляется выбор между знакомой безопасной, знакомой опасной и новой пищей, она предпочитает первый тип корма. По-видимому, крыса научается избегать неполноценного корма, когда в наличии имеется только он (Rozin, Kalat, 1971). У такой крысы пропадает аппетит, и она отказывается от еды. В результате этого приобретенного отвращения животное сразу же предпочитает новую пищу, что позволяет ей узнать о последствиях ее потребления.

Розин (Rozin, 1976) полагает, что крысы едят пищу на четыре класса: новую, знакомую безвредную, знакомую опасную и знакомую полезную. Последняя категория остается спорной. Во всяком случае, обычно принято считать, что крысы очень эффективно и быстро начинают узнавать, что приводит к болезни, и довольно плохо что способствует выздоровлению (Rozin, 1976). Теперь обратимся к вопросу о том, как происходит это научение.

8.5. Значимость стимула

Как животное научается связывать отребление определенной пищи с его отдаленными физиологическими последствиями? В интервале между поеданием травленной пищи и проявлениями токсикоза многочисленные события, с которыми мог бы ассоциироваться токсикоз, в том числе потребление другого

корма. Этот вопрос частично можно решить, обратившись к принципу *значимости (релевантности) стимула* (Capretta, 1961). Согласно этому принципу, сила связи стимула с некоторыми последствиями (подкреплением) отчасти зависит от характера этих последствий. Сходными являются понятия *готовности* (Seligman, 1970) и *принадлежности* (Garcia, Koelling, 1966). Ревуски и Гарсия (Revusky, Garcia, 1970) считают, что:

«Принцип значимости, определяющий ассоциацию отдаленных физиологических последствий с вкусом еды, состоит в том, что вкус обладает большой ассоциативной силой по отношению к физиологическим последствиям, тогда как ассоциативная сила других экстероцептивных стимулов в этом случае мала (по крайней мере у млекопитающих). Если же последствием является событие, обычно происходящее во внешней среде, например удар током или получение корма, то наблюдается обратное».

Различные опыты, по-видимому, подтверждают эту точку зрения. Так, например, Гарсия и Кёллинг (Garcia, Koelling, 1966) метили корм одновременно зрительным, звуковым и вкусовым признаками и сочетали их или с ударом тока или с отравлением. Разным группам крыс предъявляли разные сочетания стимула с последствием. Авторы нашли, что крысы связывали вкус еды с болезненным состоянием, но не с ударом тока, а зрительные и звуковые стимулы с действием тока, но не с ухудшением самочувствия. Подобным же образом, Гарсия и др. (Garcia et al., 1968) применяли пищевые шарики, покрытые или не покрытые мукой или сахарной пудрой. Схема этих опытов приведена в табл. 18.1. Крысы поедали шарики разной величины или вкуса. Их «наказывали» электрошоком или облучением. Как и предполагалось, поедание шариков с характерным вкусом заметно подавлялось болезнью, но не ударом тока. Напротив, выбор для поедания шариков различных размеров подавлялся током, но не болезнью.

Некоторые ученые (например, Garcia et al., 1970; Rozin, Kalat, 1971) считают, что способность крыс избирательно связы-

вать вкус с болезненным состоянием, наступающим через длительные промежутки времени, представляет собой специализированную систему научения, которая не подчиняется его обычным законам. Однако другие авторы (например, Mackintosh, 1974; Revusky, 1977) полагают, что почти все свойства обычной лабораторной выработки УР присутствуют и при формировании вкусовых отвращений.

У птиц быстро развивается отвращение к виду пищи (Brower, 1969). Так, японский перепел в отличие от крыс быстрее научается на основе отравления избегать определенный цвет, а не вкус питьевой воды (Wilcoxon et al., 1971). Подобные же результаты получены на курах (Mooge, Carretta, 1968). Если голубей учат нажимать на педаль в присутствии одновременно зрительного и звукового (тона) стимулов, то относительное значение их будет зависеть от природы подкрепления. Если им является пища, голуби не отвечают на изолированное предъявление тона, но реагируют на отдельно включаемый свет. И напротив, если подкреплением служит ток, голуби реагируют на тон, а не на свет (Foree, Lolordo, 1973). Таким образом, очевидно, что во время еды животное обычно обращает внимание на признаки, эффективные с точки зрения выработанного избегания ее физиологических последствий. Крысы в норме реагируют на запах и вкус, а птицы – на внешний вид своей пищи. Если грозит удар током, крысы обращают внимание на зрительные стимулы, а голуби – на слуховые.

Некоторые данные говорят о том, что животные воспринимают удар током как

Таблица 18.1. Схема опыта Гарсии и др. (1968) и результаты, ожидаемые на основе значимости стимула

Переменное свойство	Наказание	Ожидаемый результат	
Размер шарика	Удар током	Отвращение	от-
Размер шарика	Токсикоз	Отвращение	
Вкус	»	Отвращение	от-
Вкус	Удар током	Отвращение	

внешний стимул, схожий с нападением соперника или хищника (Ulrich, Azrin, 1962). Для птицы слуховые стимулы, подобные крикам тревоги, могут быть самыми эффективными в ситуациях, где имеется внешняя угроза. Как указывает Макинтош (Mackintosh, 1974), крысы в течение жизни могут научиться тому, что изменения в зрительной или слуховой стимуляции не связаны с изменениями в их внутреннем состоянии, тогда как изменения вкусовых свойств предсказывают такие изменения. Тенденция взрослых крыс связывать с отравлением скорее вкус, а не зрительные или слуховые стимулы, может быть следствием их способности генерализовать корреляции, с которыми они сталкивались в течение жизни.

Долгий промежуток времени, иногда отделяющий подкрепление от стимула при выработке аверсивной реакции на определенный вкус, ставит более серьезную проблему с точки зрения традиционной теории научения. В обычном опыте по научению подкрепление начинает терять свою эффективность уже после нескольких секунд отставания от стимула, а связь между вкусом и болезненным состоянием может устанавливаться даже при интервале между ними в несколько часов (Revusky, Garcia, 1970; Rozin, Kalat, 1971). Высказывалось предположение, что вкус сохраняется долгое время после еды, но ряд исследований исключает такую возможность. Так, например, крысы связывают температуру выпиваемой ими воды с последующим отделенным во времени нездоровьем, а ощущение тепла не может сохраняться дольше нескольких секунд (Nachman, 1970). Кроме того, как мы видели, птицы способны связывать с последующим заболеванием окраску воды. Розин (Rosin, 1969) обнаружил, что пернатые научаются избегать определенные концентрации веществ, но трудно предсказать себе, как такие различия могут распознаваться через полчаса после еды. Некоторые работы показывают, что предъявление второго вкуса в интервале между поеданием незнакомого вещества и возникновением заболевания не нарушает ассоциации первого вещества с нездоровь-

ем. Даже если второй вкус схож с первым, он не будет связываться с плохим самочувствием и не мешает выработке отвращения к предъявленному вначале веществу (Revusky, 1971).

Обычно, если крыса отравилась после предъявления незнакомого вкуса, между едой и заболеванием происходит мало событий (если они вообще происходят), которые обладали бы достаточной стимульной значимостью, чтобы ассоциироваться с болезнью. Однако дело обстоит иначе при обычной выработке условной реакции на экстероцептивный раздражитель. Ревуски (1971) полагают, что в этих случаях допустимое отставание подкрепления очень непродолжительно, потому что при более длинном промежутке сигналами БР могут стать другие стимулы. Длительные интервалы возможны потому, что только вкусовые стимулы легко образуют связь с болезненным состоянием (у крыс), а с ударом тока может ассоциироваться множество стимулов. Когда в промежутке между поеданием вещества и последующим заболеванием предъявляется незнакомый вкус (стимул высокой значимости), ассоциация с первым веществом нарушается (Revusky, 1971; Kalat, Rozin, 1971). Предположение Ревуски в какой-то степени примиряет феномены выработки вкусового отвращения с принятой теорией научения, но трудности все же остаются. Так, например, птицы склонны связывать с последующим заболеванием зрительные характеристики пищи, а зрительных стимулов, которые могли бы помешать образованию таких связей, вероятно, довольно много.

18.6. Перспективы биологического и психологического подходов

Психологов часто обвиняют в том, что они преувеличивают сходство различных животных и слишком полагаются на опыты с лабораторными крысами и голубями. Многие этологи и некоторые психологи (например, Rozin, Kalat, 1972) считают, что способности определенного вида животных к научению строго соответствуют его экологической нише. Такой

взгляд может привести к предположению, что не существует общего процесса научения, присущего многим видам, и что способности данного вида к научению представляют собой комплекс специфических процессов. Так, например, мы видели, что процессы, связанные с выработкой избегания вредной пищи, по-видимому, в некоторых отношениях отличаются от процессов, традиционно изучаемых в лабораториях.

Некоторые типы научения, например научение пению у птиц и импринтинг у молодых животных (см. гл. 20), совершенно очевидно отличаются от ассоциативного научения, рассмотренного в гл. 17. Животное может быть заранее подготовлено эволюцией к тому, чтобы научиться определенным вещам в определенном возрасте.

Другие виды научения, например избегание вредной пищи, тоже считались биологическим приспособлением к образу жизни животного. Такая точка зрения является спорной, потому что при выработке пищевого отвращения можно проследить почти все традиционные механизмы образования УР (Revusky, 1977). Знание того, какая пища вредна, а какая питательна, какой путь опасен, а какой безопасен, требует некоторой интеграции прогнозных связей между событиями в окружающей среде. Такое знание может быть запрограммировано генетически или приобретено путем научения.

Некоторые психологи, исследующие научение животных, пришли к выводу, что все типы научения в своей основе сходны, поскольку включают общую задачу распознавания причинных связей. Научение позволяет животному связывать причину со следствием и таким образом прогнозировать существенные для себя события. Прогнозные связи основаны на событиях в причинной цепи, свойства которой универсальны. События не происходят без причины и до причины. Мы воспринимая эти соотношения как сами собой разумеющиеся, и следует предположить, что то же самое свойственно и животным. Лучшими указаниями на будущие события служат их причины, и животные, которые могут обнаруживать и узнавать

такие события, будут хорошо приспособлены к взаимодействию с важными всеобщими свойствами природы.

Исходя из этого, некоторые психологи (например, Dickinson, 1980) верят в «существование базисного ассоциативного механизма научения, общего для многих видов и предназначенного для обнаружения и хранения информации о причинных связях в окружающей животное среде». Это не отрицает существования способов научения, присущих только определенному виду, или отсутствия у некоторых животных способности к тому или иному виду научения. Просто следует помнить,

что у большинства животных один аспект научения общий. Однако такая точка зрения отличается от прежних психологических подходов к научению своей биологической направленностью. Как будет показано в следующей главе, возникает вопрос, какие свойства причинных связей могут быть важны для животных. Этот вопрос упирается в проблему структуры и означает биологический в своей основе поход к предмету. Интересный и, пожалуй, удивительный результат такого подхода состоит в том, что он ведет к когнитивному по сути взгляду на простое ассоциативное научение.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Научение не обязательно создает эволюционное преимущество. В одних случаях оно запрограммировано эволюционно, являясь частью нормального развития, в других – происходит только при определенных обстоятельствах и только иногда представляет собой нечто новое.
2. Научение может быть ограничено природой связи между типом подкрепления и типом вырабатываемой реакции. Такие ограничения проявляются, например, при научении избеганию врагов и избеганию болезни.
3. Эти ограничения зависят также от значимости стимула. Иными словами, ассоциативная сила сигнала, имеющего определенное последствие, частично зависит от природы этого последствия.
4. Согласно биологическому взгляду на научение, эти ограничения прежде всего врожденные, тогда как психологический подход допускает, что для всех животных действуют одни и те же законы научения. В некоторых случаях эти два взгляда по-разному объясняют одни и те же явления.

Рекомендуемая литература

- Bolles R. C. (1970) Species-specific defense reactions and avoidance learning, *Psychological Review*, 77, 32–48.
- Shettleworth S. J., (1972) Constraints on learning, *Advances in the Study of Behavior*, 4, 1–68.

19. Когнитивные аспекты научения

Большинство современных психологов признает существование целого спектра способностей к научению от простого научения у примитивных животных до когнитивных способностей человека. Задача состоит в том, чтобы определить, в какой степени они присущи определенному виду животных. Когнитивная деятельность включает в себя процессы научения и мышления, которые нельзя наблюдать непосредственно, но о которых часто свидетельствуют косвенные данные. Начнем с рассмотрения некоторых аспектов научения, которые нелегко объяснить с условнорефлекторных позиций.

19.1. Скрытые стороны условно-рефлекторного процесса

Выработка павловского условного рефлекса традиционно рассматривается как наиболее механистический и наименее когнитивный вид научения. В самом деле, как мы видели, главной задачей бихевиористской школы психологов было объяснить поведение животных, не прибегая к скрытым не важно, физиологическим или мыслительным процессам. Таким образом, классическая выработка условного рефлекса часто использовалась для объяснения на первый взгляд когнитивных сторон сложного поведения (Rescorla, 1978), в то время как обратный ход рассуждения бихевиористами не прижимался. Однако уже давно стало очевидно, что некоторые особенности классического условнорефлекторного поведения нелегко согласовать с бихевиористскими взглядами.

Когда УС присутствует совместно с БС, наблюдается усиление условных реакций

на УС. Откуда мы можем знать, что эти реакции являются следствием экспериментально выработанной связи между УС и БС? Возможно, что сам УС вызывает определенные рефлексy, которые усиливаются действием БС. В некоторых случаях эти рефлексy могут быть похожи на вырабатываемый УР. Так, например, используемый в экспериментах по образованию мигательного УР у человека зрительный УС может сам по себе вызвать смыкание века. При выработке эмоциональных УР любой новый стимул может вызвать эмоциональную реакцию, например кожно-гальваническую (изменение электропроводности кожи вследствие активности потовых желез). Такое усиление УР посредством УС называется *сенситизацией* (Gormezano, 1966). Например, можно научить осьминога (*Octopus vulgaris*) в лабораторном аквариуме выходить из своего укрытия для нападения на краба или на нейтральный стимул, связанный с пищей (рис. 19.1). Вероятность того, что осьминог нападет на нейтральный стимул, например на прикрепленный к стержню белый диск, возрастает, если незадолго перед тем животное получило корм, и снижается после слабого удара током. Такой эффект наблюдается даже в том случае, если осьминог получает пищу или удар током в своем укрытии, так что его нельзя объяснить положительным или отрицательным подкреплением нападения.

Не исключено, что БР может быть вызван не БС, а другими стимулами, даже если между ними нет заметной связи. Такое явление обычно называют *псевдообусловливанием* (Grether, 1938). Возможно, оно объясняется генерализацией в от-

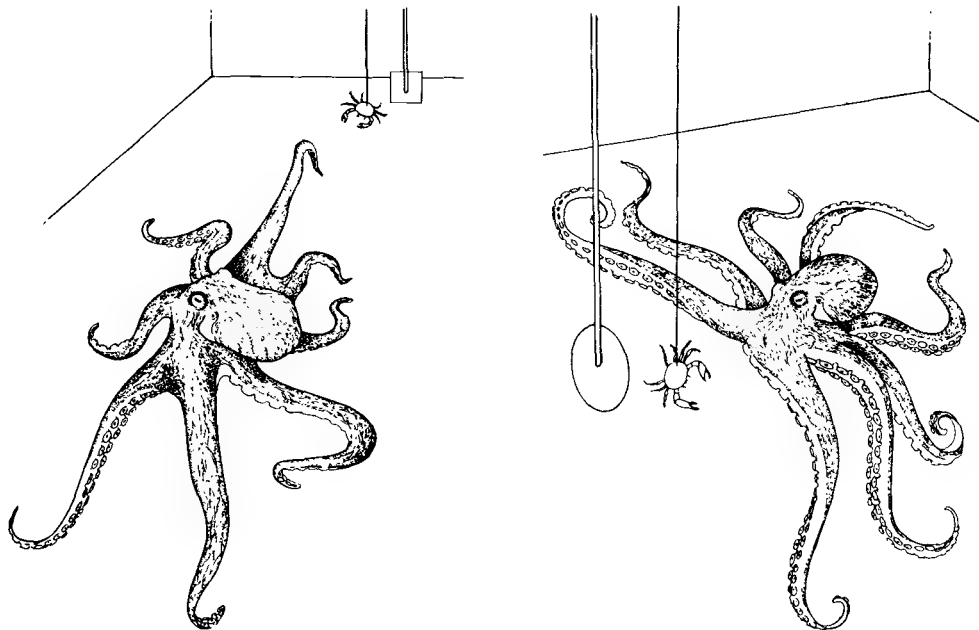


Рис. 19.1. осьминог научается связывать два нейтральных стимула с пищей.

ношении стимулов, сходных с БС, или изменением внутреннего состояния животного под действием тока таким образом, что оно начинает избегать любого внешнего стимула. Это было показано у полихет (Evans, 1966) и осьминога (Young, 1960) и, по-видимому, является адаптивной формой поведения (Wells, 1968).

Психологи во время экспериментов обычно принимают меры предосторожности против сенситизации и псевдообусловливания (Mackintosh, 1974), но другие стороны условнорефлекторного процесса наблюдать нелегко, и объяснить их с бихевиористских позиций бывает трудно. Сюда относятся условные реакции на интероцептивные стимулы и на время.

Секреторные УР внутренних органов на внешние УС легко вырабатываются. Они могут возникнуть также в ответ на внутренние сигналы, такие, как изменения температуры тела, содержания сахара в крови и углекислого газа во вдыхаемом воздухе (Вуков, 1957). Такие *интероцептивные условные рефлексы* могут в принципе не отличаться от обычных классических, несмотря на то что они не всегда вызывают наблюдаемое поведение.

В простых опытах с *условными рефлексами на время* нет УС: БС предъявляется через фиксированные интервалы времени, и УР выражается в соответствующей периодической реакции (рис. 19.2). Такие опыты были проведены в лаборатории Павлова, а затем неоднократно модифицировались (Church, 1978; Richelle, Lejeune, 1980). Самое естественное объяснение таких УР состоит в том, что чувство времени, основанное на неких внутренних часах, может действовать как стимул подобно любому внешнему раздражителю. Однако время лишено физических атрибутов, обычно связанных со стимулом, и явления, подобные внутренним часам, недоступны прямому наблюдению. По этим причинам такое простое объяснение не удовлетворило бихевиористов, и они предприняли много попыток объяснить УР на время как поведение, опосредующее внешнюю стимуляцию. Но теперь считается, что животные действительно обладают внутренними часами и способны к научению на основе временных стимулов. Получены убедительные данные о том, что внутренние часы идут с определенной скоростью и что животное мо-

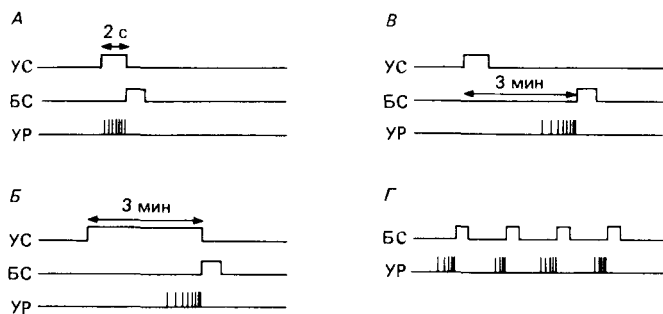


Рис. 19.2. Схема выработки условного рефлекса по Павлову. *А.* Обычная методика с применением БС сразу после УС. *Б.* Выработка при отставлении БС. *В.* Выработка на след-дах УС. *Г.* Выработка рефлекса на время.

жет при необходимости сверяться с ними. Показано также, что животные способны до некоторой степени управлять внутренними часами и останавливать или запускать их (Roberts, 1981).

В традиционном описании павловских условных рефлексов БС, который обычно вызывает БР, предьявляется вслед за УС, вначале не приводящим к аналогичной реакции. После многократных сочетаний УС и БС УС начинает вызывать эту реакцию, которая теперь называется УР. Такой подход предполагает включение нового стимула в существующую рефлекторную систему. Согласно альтернативному взгляду, впервые в общих чертах сформулированному американским психологом Толменом (Tolman, 1932), животное узнает об отношениях между событиями, находящимися вне его контроля, и на этой основе формирует соответствующее поведение (Rescorla, 1978). Основное внимание когнитивный подход уделяет не реакции на стимулы, а вопросу о том, меняется ли поведение животного в результате воздействия на него определенных связей между явлениями. Вызывают ли эти явления изначально какие-либо реакции, считается, как правило, несущественным.

Когнитивный подход придает большое значение разнице между научением и реакцией. Животные могут ассоциировать между собой события, не меняя при этом своего поведения. С одной стороны, традиционная рефлекторная концепция считает павловскую выработку условных рефлексов особым типом научения. С другой стороны, когнитивный подход рассматривает ее как пример ассоциативного научения. Животные связывают различ-

ные типы стимулов экстероцептивные, интероцептивные, производимые внутренними часами и возникающие как обратные связи в результате собственного поведения. В одних случаях научение непосредственно проявляется в поведении, в других это не произойдет.

19.2. Природа когнитивных процессов

Когнитивная деятельность относится к мыслительным процессам, которые недоступны прямому наблюдению, но тем не менее подтверждаются научно. Предположим, что мы даем возможность голодным голубям наблюдать предьявление пищи, сопровождающееся включением слабого электрического света. В период наблюдения голубям не разрешено приближаться к пище или к свету. Другие (контрольные) голуби наблюдают предьявления света и пищи, не связанные во времени. В конце первоначального периода наблюдения голубям дают доступ к световому и пищевому стимулам. Все голуби стремятся клевать механизм, подающий корм. Но экспериментальные голуби в отличие от контрольных клюют также и лампочку. Это говорит о возникновении у них мысленной связи между светом и пищей, несмотря на то что их поведение в начальной фазе опыта было таким же, как у контрольных птиц.

Разумеется, существует много аспектов когнитивности и помимо тех, которые участвуют в ассоциативном научении. Некоторые из них, по-видимому, относятся скорее к врожденному умению, чем к приобретаемым навыкам. Так, например, голуби обнаруживают поразительную способность к навигации и восприятию

времени, отсутствующую у человека (см. гл. 14.4). Они, надо полагать, также исключительно хорошо распознают встречающиеся в природе образы, формируя соответствующие понятия. Их можно научить различать фотографии с водой и без нее, с деревом и без него, с человеком и без человека (Herrnstein et al., 1976; Malott Siddall, 1972; Siegel, Honig, 1970). Они способны на такие различия даже в том случае, если значимый признак предъявляется по-разному. Так, например, голубь опознает воду в форме капель, бурной реки или спокойного озера, человека выделяет независимо от того, одетый он или голый, один или в толпе и т. п.

Хотя голубь способен образовать понятия воды, деревьев или людей, данный процесс не требует особенного мыслительного абстрагирования. Более показательным в этом смысле является опыт «выбора по образцу». Животному сначала показывают один предмет – образец, а затем набор предметов, в который входит и предъявленный. Правильная реакция состоит в выборе образца из этого набора. Приматы, в том числе дети человека, научаются выполнять такого рода задание за несколько проб, а голубям их требуются сотни. Если первоначальный набор предметов заменяют новым, голубям обычно приходится решать задачу заново, а дельфины и шимпанзе справляются с ней через несколько проб (Premack, 1978). По-видимому, голуби распределяют объекты внешнего мира на категории, а приматы и некоторые другие животные способны составлять понятия об отношениях. Весьма вероятно, что шимпанзе в обычной жизни пользуются категорией «такой же/другой».

Как мы увидим в гл. 26, имеются некоторые свидетельства того, что шимпанзе могут создать когнитивную карту, или модель, составных частей окружающего их мира. Свободно передвигающиеся животные умеют пользоваться обходными путями, что говорит о существовании у них мысленного образа пространственной организации внешней среды (Menzel, 1978). Общественные взаимоотношения шимпанзе особенно сложны (Passingham, 1982), и высказано предположение, что

именно они определили развитие когнитивных возможностей этих животных. Свидетельства мыслительного абстрагирования у шимпанзе частично получены при изучении их способностей к овладению речью и частично при наблюдениях за их общественной жизнью.

Так, например, шимпанзе по имени Сара научили составлять фразы, отбирая цветные пластиковые значки (Premack, 1976). В одном случае, когда требовалось завершить фразу «...–цвет шоколада», Сара выбрала значок, означающий «коричневый». Значки для шоколада и коричневого не были коричневого цвета, так что Сара, возможно, владела соответствующим абстрактным понятием. Значки, означающие «коричневый» и «шоколад», связаны чисто символической связью, которую Сара, очевидно, ассоциировала с понятием коричневого цвета.

Возьмем другой пример. Когда субординантный шимпанзе видит еду около доминантного члена группы, он обычно не приближается к ней, пока тот не отойдет. Но если доминантное животное еду не заметило, то подчиненная обезьяна может попробовать добыть ее тайком. Она, по-видимому, понимает, что доминантная особь служит препятствием к получению пищи, только если знает, что субординантный член группы хочет ее получить.

Хотя эти примеры представляются убедительными, надо быть осторожным при когнитивной интерпретации поведения, хотя и не обязательно разделять крайний скептицизм бихевиористов. В случае Сары, например, хотелось бы знать, не приходилось ли ей когда-нибудь устанавливать простую связь между значками «шоколад» и «коричневый». Правильно ли Сара понимала инструкции или же она просто выбирала значок для цвета, который больше всего ассоциировала с шоколадом?

19.3. Научение типа инсайта

Идея об участии в научении животного когнитивного процесса имеет долгую историю. Она нашла ясное выражение в работах школы *гештальт-психологов*, ко-

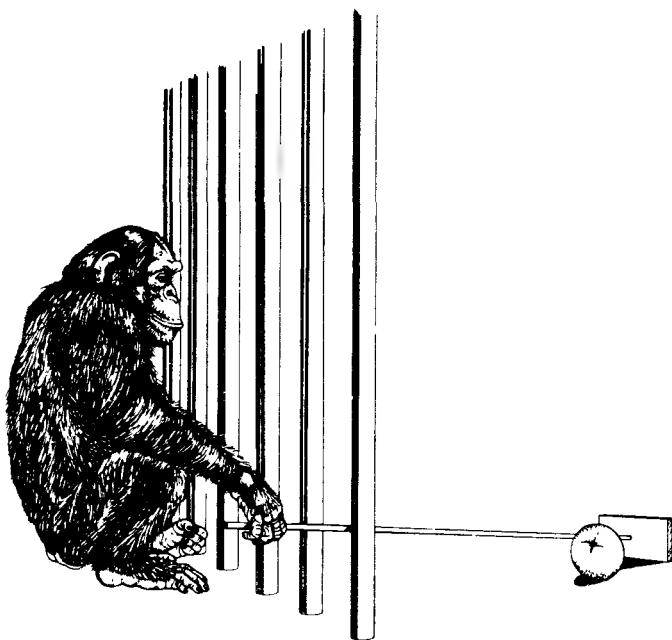


Рис. 19.3. Шимпанзе использует палку, чтобы достать яблоко.

которые считали, что животные способны к инсайту, т.е. что животные способны решать проблемы посредством инсайта («озарения») благодаря врожденной тенденции воспринимать ситуацию как целое.

Классическая серия опытов была проведена Кёлером (Köhler) между 1913 и 1917 гг. Во время первой мировой войны Кёлер был интернирован на острове Тенерифе. Там он занялся исследованием шимпанзе на опытной станции по изучению человекообразных обезьян и опубликовал результаты своей работы в книге "The Mentality of Apes" («Мыслительные способности высших обезьян»), вышедшей в 1925 г. В опытах Кёлера шимпанзе для получения вознаграждения (корма) должны были пользоваться орудиями. Так, в одном случае шимпанзе нужно было доставать палкой еду, находящуюся вне клетки (рис. 19.3). Кёлер считал, что его задачи отличались от задач Торндайка (см. гл. 17) очень важной деталью. Животные Торндайка не могли понять, как действует замок, открывающий дверцу их клетки, потому что он находился снаружи и был скрыт от глаз. Они могли решать поставленную задачу только путем проб и ошибок. А в опытах Кёлера

все составляющие, необходимые для решения задачи, находятся в пределах видимости животного.

Одной из шимпанзе в опытах Кёлера давали две бамбуковые палки, ни одна из которых не была достаточно длинной для того, чтобы достать плод, лежащий вне клетки. Но палки можно было соединить и получить из них одну, более длинную. После многих безуспешных попыток дотянуться до плода одной из коротких палок шимпанзе прекратила попытки, принялась играть с палками и случайно соединила их, всунув более тонкую в полый конец второй. Тогда обезьяна подпрыгнула и немедленно побежала к прутьям клетки, чтобы достать плод длинной палкой. Кёлер истолковал это как пример инсайта. В другом опыте плод был подвешен высоко под потолком клетки. Его можно было достать, поставив друг на друга ящики (рис. 19.4). Некоторые шимпанзе научались решать эту задачу.

Объясняя результаты своих опытов, Кёлер пришел к выводу, что его животные проявляли *инсайт*. Этот термин обозначает понимание отношений между стимулами или событиями. Научение по принципу инсайта отличается от научения



Рис. 19.4. Одна из шимпанзе Кёлера, взобравшаяся на поставленные друга на друга ящики, чтобы достать пищу, подвешенную наверху (Köhler, 1925.)

методом проб и ошибок, потому что предполагает внезапное возникновение новой реакции. Философа Бертрана Рассела позабавила разница между взглядами Торндайка и Кёлера. Он писал:

«У всех тщательно наблюдавшихся жи-

вотных... обнаружили национальные черты наблюдателя. Животные, которых изучали американцы, бешено прыгают с невероятными напором и темпераментом, и наконец, случайно получают желаемый результат. А животные, которых наблюдали немцы, сидят спокойно, думают и в конце концов выдают решение из своего внутреннего сознания».

Толкование решения задачи животным с точки зрения гештальт-психологии подвергнуто критике по многим причинам. Опытами предполагается определить, ведут ли себя животные на основе инсайта в условиях, которые, как считается, требуют именно такого поведения. Независимые доказательства того, что задача действительно требует инсайта, отсутствуют; если животному удастся решить ее, значит явление инсайта доказано. Не все принимают такой ход рассуждений. Еще одна проблема связана с тем, что очень трудно выяснить, является ли реакция, предположительно основанная на инсайте, подлинно новой. Действительно, шимпанзе совершают большое количество посторонних действий, играют и безуспешно пытаются получить еду. Не означает ли это, что они приходят к решению задачи в результате накопления проб и ошибок?

Этот вопрос был изучен Шиллером (Schiller, 1952), который систематически исследовал врожденные компоненты поведения шимпанзе при решении задачи. Например, в одной работе он дал 48 новым шимпанзе соединяющиеся попарно палки, не поставив перед ними никакой задачи. В течение часа 32 обезьяны соединили палки, причем 19 из 20 взрослых животных проделали это за пять минут. На основании этих и других исследований возникло сомнение в правильности гештальт-психологического подхода (например, Chance, 1960). Очевидно, очень важен предыдущий опыт животных. Умение обращаться с палками и ящиками очень сильно сказывается на способе решения задачи. Шимпанзе, которым дают играть с этими предметами, узнают об их свойствах. Способность использовать имеющиеся орудия так, как это нужно для решения задачи, во многом зависит от зрелости обезьяны. Обнаружив, что с

предметами можно совершать определенные действия, животное будет повторять их снова и снова. Некоторые манипуляции просто слишком сложны для молодых шимпанзе, но после включения в поведенческий репертуар могут совершаться в самых различных ситуациях.

Основные различия между инсайтом и другими формами научения, по-видимому, состоят в способности более умных животных пользоваться опытом, приобретенным в других условиях. Но это обязательно значит, что инсайт должен рассматриваться отдельно от научения. Способности животных решать задачи трудно исследовать, так как человек может плохо представлять себе, как животное видит данную ситуацию. Совершенно очевидно, что не следует задавать животному задачу, которая лежит за пределами его манипуляционных возможностей или противоречит его естественным склонностям. В то же время каждый вид хорошо приспособлен природой к выполнению некоторых на первый взгляд «умных» действий, считать которые свидетельством «инсайта» или «интеллекта» неверно. В действительности эти термины не более чем условные обозначения для явлений, еще требующих объяснения.

19.4. Ассоциативное научение

Для рассмотрения гипотезы о том, что животные обладают механизмами обнаружения и узнавания причинных отношений, следует дать определение природы таких отношений. Существуют два основных типа причинных связей, и вряд ли можно сомневаться в том, что оба их животное может научиться различать (Dickinson, 1980). Одно событие (причина) может вызвать другое событие (следствие) или не вызвать его (отсутствие следствия). Первое событие не обязательно должно быть непосредственной причиной следствия или его отсутствия, но оно может быть определенным звеном причинно-следственной цепи. В самом деле, событие, замеченное животным, может быть не частью причинной цепи, а просто указанием на то, что произошло вызванное данной причиной событие.

Именно кажущаяся причина важна для животного.

Способность научиться узнаванию обоих типов причинных отношений можно показать в простом опыте. Голодных голубей сажают в скиннеровский ящик с двумя световыми ключами и механизмом подачи корма. Одной группе голубей демонстрируют связь свет-корм (причина-следствие), а другой свет-отсутствие корма (причина без следствия). Третьей группе предъявляют только свет. В первом случае один из ключевых дисков освещается на 10 с с неправильными интервалами и пища подается, как только включается свет. Во втором случае свет и пищу предъявляют столько же раз, что и в первом, но внимательно следят за тем, чтобы корм никогда не появлялся вслед за включением света. В третьем случае совсем не дают пищи. В первом случае свет сигнализирует о появлении корма, а во втором о его отсутствии. Затем свет можно предъявить каждой группе голубей отдельно от пищи и отметить, приблизится к нему птица или, наоборот, удалится. Результаты такого опыта (рис. 19.5) ясно показывают, что голуби, наблюдавшие связь свет-корм, стремятся приблизиться к свету, как и можно ожидать на основе нормальной классической выработки условного рефлекса. Голуби, которым предъявлялось отношение свет-отсутствие корма, также не оставались безразличными к свету, а определенно избегали его (Wasserman et al., 1974). Лишь голуби третьей группы были, по-видимому, безразличны к свету (рис. 19.5).

Анализируя результаты этого опыта, надо помнить о ряде важных моментов. Во-первых, мы не можем считать, что голубь научился устанавливать причинную связь света с пищей или ее отсутствием. То, чему животные учатся, сталкиваясь с причинными отношениями, можно рассматривать только с позиций теорий о внутренних изменениях, происходящих в результате приобретенного опыта (см. ниже). Во-вторых, тот факт, что в одном случае голуби приближаются к свету, а в другом удаляются от него, интересен, но не относится непосредственно к обсуждаемой проблеме. Многие раз-

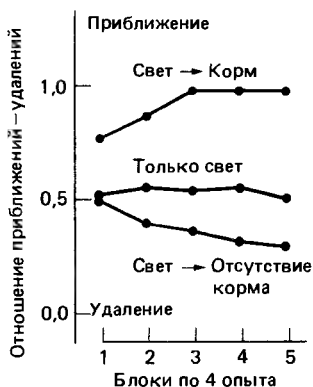


Рис. 19.5. Приобретение голубями, которым предъявляются разные сочетания освещения ключа и подачи корма, тенденции приближаться к освещенному ключу или отдаляться от него. В условиях «свет корм» освещение ключа сочеталось с кормом и голуби вырабатывали реакцию приближения. В условиях применения только света голуби никогда не получали корма и никак не реагировали на ключ. В условиях «свет – отсутствие корма», они получали корм, но ни во время, ни вскоре после освещения ключа; у этих голубей возникала реакция удаления от ключа. (По Dickinson, 1980.)

личия в поведении, вызванные предъявлением стимулов, можно было бы счесть указанием на произошедшее научение, однако говорить о значении конкретных действий животного логично только при анализе того, чему именно оно научилось. В-третьих, имеет смысл считать свет кажущейся причиной непредъявления пищи, только если пища предъявляется в его отсутствие. Нельзя ожидать, что голубь научится принимать свет за причину отсутствия пищи, если он никогда не получал ее в данной ситуации, как это было в третьей опытной группе. Животное имеет возможность усвоить ассоциацию «причина – отсутствие следствия», только когда почему-либо ожидает, что определенное следствие произойдет (Dickinson, 1980).

Хотя иногда можно сделать вывод, что изменение поведения говорит о произошедшем научении, отсутствие таких изменений нельзя считать указанием на полное отсутствие научения. Дикинсон (1980) называет это проблемой *молчания поведения*. Так, например, в случае описанного

выше опыта мы не можем считать, что голуби, которым предъявлялся только свет, ничему не научились. Напротив, имеются данные о том, что крысы научаются игнорировать стимулы, не предсказывающие никакого изменения в ответ на их действия (Mackintosh, 1973; Baker, Mackintosh, 1977). Если в ходе опыта крысам вначале предъявляют два стимула независимо один от другого, то потом они научаются связывать их медленнее, чем животные, которым эти стимулы предварительно не предъявлялись. Следовательно, крысы научаются тому, что определенные стимулы незначимы, и это мешает последующему основанному на этих сигналах научению.

Существуют и другие формы научения, при которых наблюдается молчание поведения. Животные могут научиться тому, что два события не связаны между собой, т.е. следствие не связано либо с данной причиной, либо с целым классом причинных событий. Если этот класс действий входит в поведенческий репертуар животного, то такую форму научения называют «приобретенной беспомощностью» (Maier, Seligman, 1976), т.е. животные научаются тому, что они ничего не могут сделать для улучшения ситуации. Такая выученная беспомощность замедляет будущее научение в аналогичных условиях.

Для того чтобы животное научилось различать простую причинную связь, между двумя событиями должна быть полная положительная корреляция (Dickinson, 1980). С точки зрения животного, всегда имеется множество возможных причин события помимо той, которую применил экспериментатор. Как показано на рис. 19.6, между двумя событиями должна существовать достаточно тесная связь, для того чтобы одно из них было принято за причину второго. Для выяснения значения фоновых, или ситуационных, сигналов Макинтош (Mackintosh, 1976) обучал крыс нажимать на рычаг для получения корма, а затем вводил в опыт различные стимулы. Одной группе при каждом нажиме предъявляли световой сигнал, другим – сложный, состоявший из света и шума. Для одних групп исполь-

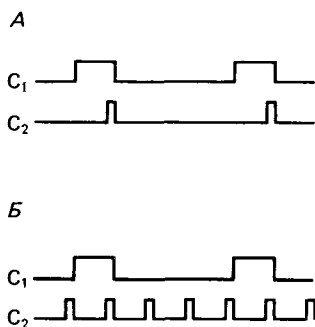


Рис. 19.6. Распределение событий при разных соотношениях между событиями C_1 и C_2 . *А.* C_2 происходит только во время или вскоре после C_1 , и оба они коррелируют между собой положительно. *Б.* Появление C_2 в равной мере вероятно в отсутствии или в присутствии C_1 , и между ними нет корреляции. (По Dickinson, 1980.)

зовался слабый шум (50 дБ), для других сильный (85 дБ). Во всех случаях животные сразу после предъявления каждого стимула получали легкий удар током. В конце опыта всем группам предъявляли один только свет, чтобы узнать, насколько животные научились связывать его с током.

Полученные результаты (рис. 19.7) показывают, что свет подавлял нажимы на рычаг в разной степени в разных группах. Если предъявлялся только свет или свет со слабым шумом, подавление было значительным, а когда свет сопровождался сильным шумом, оно было гораздо сла-

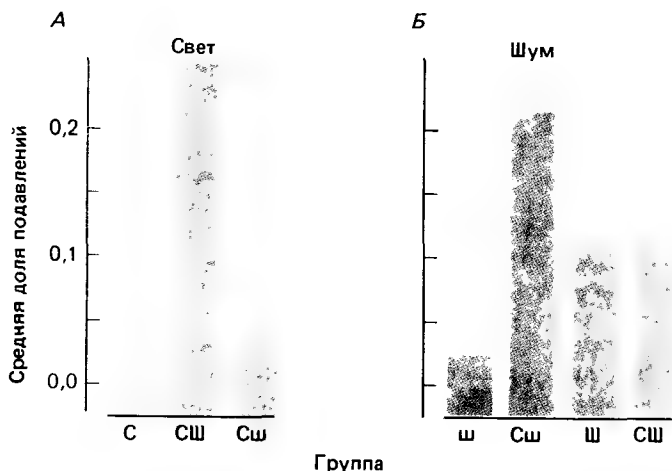


Рис. 19.7. Степень подавления светом (*А*) или шумом (*Б*) нажимов на рычаг, производимых для получения корма крысами, которым предварительно предъявлялись сочетания удара током со светом (C), слабым шумом ($ш$), сильным шумом ($Ш$), светом вместе со слабым шумом ($Cш$) и со светом вместе со сильным шумом ($CШ$). Большие значения означают меньшее подавление. (По Mackintosh, 1976.)

бее. Таким образом, наличие мощного второго стимула ослабляло связь света с током даже несмотря на то, что между ними была полная корреляция. Это явление называется *затенением*. Степень затенения зависит от сравнительной силы затеняемого и затеняющего стимулов, поэтому слабый шум производил незначительное затеняющее действие.

Животные научаются связывать два события, только если вначале сочетание их было неожиданным или внезапным (Mackintosh, 1974). В обычном опыте по условным рефлексам такая внезапность создается подкреплением. Так, если стимул сопровождается ударом тока, причем ни сам этот стимул, ни фоновые сигналы в начале эксперимента не предвещали включения тока, такое подкрепление будет внезапным. Но предположим, что животное уже испытало раньше удар тока в присутствии стимула A ; тогда, если с током коррелируют стимулы A и B , присутствие первого из них будет блокировать выработку реакции на второй. Это явление, впервые открытое Кеймином (Kamin, 1969), называют *блокадой*. В одном из своих экспериментов Рескорла (Rescorla, 1971) продемонстрировал этот эффект и показал также, что чем неожиданнее подкрепление, тем лучше животное научается (рис. 19.8).

В природе временная связь между какими-либо событиями не всегда является причинной связью. Например, если кошка прыгает на яблоню, когда лает собака, а

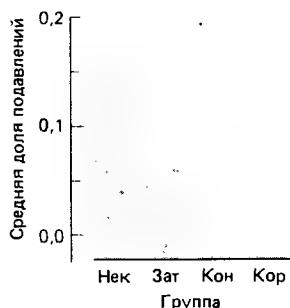


Рис. 19.8. Степень подавления стимулом А нажимов на рычаг, совершаемых для получения корма крысами, которым предварительно предъявлялись сочетания сложного стимула АБ с током. Некоррелирующей группе (Нек) предварительно предъявлялись сочетания Б с ударом тока. Группе с простым затенением (Зат) предварительно предъявлялся только ток. Контрольной группе (Кон) предварительно в случайном порядке предъявлялись Б и ток. Коррелирующей группе (Кор) предъявлялась отрицательная корреляция Б с током. Большие цифры означают меньшее подавление. (По Rescorla, 1971.)

затем на землю падает яблоко, то мы скорее подумаем, что кошка, а не лай собаки, была причиной его падения. Как прыжок кошки, так и лай собаки одинаково связаны во времени с падением яблока, но другие детали этих событий приводят нас к заключению, что его причиной была все же кошка. Точно так же мы можем показать, что животные легче образуют ассоциации между одними типами стимулов, чем между другими. Например, крысы легко связывают вкус с последующей болезнью, но нелегко научаются связывать с ней тон или свет (Domjan, Wilson, 1972; см. также гл. 18). Показано, что крысы быстрее ассоциируют между собой два события, воспринимаемые одной сенсорной модальностью (Rescorla, Farrow, 1977) или локализованные в одном месте (Testa, 1975; Rescorla, Cunningham, 1979).

Наконец, для того чтобы животное связало между собой два события, обычно нужно, чтобы они были очень близки во времени. Временные отношения между двумя событиями изучались во многих опытах по научению (см. Dickinson, 1980), показавших, что оно наиболее эффектив-

но, когда одно событие (причина) происходит незадолго до второго (следствия). Однако некоторые данные говорят в пользу того, что такие отношения объясняются не прямым действием временного интервала на процесс научения, а различной степенью затенения первого события фоновыми сигналами в зависимости от временного интервала (Dickinson, 1980). А это означает, что влияние временного интервала на научение должно зависеть от значимости фоновых сигналов. В частности, следует ожидать, что фоновые сигналы будут гораздо менее важны при выработке ассоциации вкуса с болезнью, чем при сочетании тона с током, потому что присутствующие в экспериментальной ситуации фоновые стимулы обычно не существенны для научения избеганию определенного вкуса.

Ревуски (Revusky, 1971) первый предположил, что отсутствием затенения, возможно, объясняется выработка вкусового отвращения, которая происходит несмотря на очень длинные интервалы времени между едой и последующим заболеванием. Он показал, что эффективный интервал можно сократить, введя фон из значимых (вкусовых) стимулов.

Подводя итог, можно сказать, что животные научаются ассоциировать два события, если отношение между ними соответствует тому, что обычно называют причинно-следственной связью. Таким образом, они способны усвоить, что одно событие (причина) предвещает второе (следствие) или говорит о его отсутствии в будущем (в отсутствие следствия). Животные могут также научиться связывать некоторые стимулы с отсутствием последствий в данной ситуации или не придавать причинного значения определенному классу стимулов (включая собственное поведение животного). Условия для такого рода ассоциативного научения существуют, если исходить из гипотезы, что животные приспособлены для приобретения знаний о причинных связях в окружающей их среде. Итак, животное должно уметь отличать потенциальные причины от фоновых стимулов, а для этого должно произойти что-то неожиданное, что привлечет внимание животного к данным со-

бытия, или же сами события должны быть (врожденно) значимыми в отношении определенных последствий. Если эти условия не выполняются, фоновые сигналы могут затенить потенциальные причинные события или же научение может быть заблокировано предыдущей связью с незначимым в данный момент стимулом. Таким образом, условия ассоциативного научения соответствуют нашим опирающимся на здравый смысл взглядам на природу причинности. Они не согласуются с традиционной точкой зрения на научение как на автоматическую связь между стимулом и реакцией. Феномен усваивания информации при молчании поведения наводит на мысль о необходимости некой когнитивной интерпретации научения животного. Но это не должно приводить нас к поспешным выводам о когнитивных способностях животных или о природе их ума.

19.5. Репрезентации

Репрезентация обычно считается центральным вопросом при обсуждении мышления животных. Обладают ли животные внутренними репрезентациями, т.е. мысленными образами, отыскиваемых предметов или сложных пространственных или общественных ситуаций (Kummer, 1982)? Этот вопрос привлек значительное внимание философов (например, Dennett, 1978) и специалистов во многих отраслях науки о поведении.

Мы видели, что животные научаются связывать два события, если отношение между ними соответствует тому, что обычно называется причинной связью. Некоторые из условий, при которых происходит ассоциативное научение, не совпадают с традиционным воззрением на научение животного как на близкое к автоматическому образованию связи между стимулом и реакцией. Они скорее соответствуют взглядам, согласно которым животные способны приобретать знания о причинных связях в окружающей среде.

Рассматривая природу внутренней репрезентации, кодирующей приобретенный опыт, Дикинсон (Dickinson, 1980) проводит различие между декларативной и про-

цедурной репрезентациями. *Декларативная репрезентация* – это мысленный образ желаемого объекта или цели. Когда крыса использует декларативную репрезентацию, отыскивая корм в знакомом лабиринте, у нее имеется мысленный образ пищи и она знает, что должна выбрать, скажем, левый поворот, чтобы найти ее. *Процедурная репрезентация* – это совокупность команд, автоматически ведущих к желаемому объекту без формирования его образа. Таким образом, если крыса пользуется процедурной репрезентацией, чтобы найти пищу, она направляется в левый поворот не потому, что «знает» о находящейся там пище, а потому, что вызывает левый поворот с ее получением (рис. 19.9).

В декларативной системе знание представлено в форме, соответствующей утверждению или предположению, описывающему отношение между событиями в окружающем животное мире, т.е. в форме репрезентации, которая не заставляет животное использовать информацию каким-либо особым способом. В процедурной системе форма репрезентации непосредственно отражает предстоящее применение знания. Так, например, Холланд (Holland, 1977) демонстрировал крысам сочетание тона с пищей, предъявляя время от времени тон длительностью восемь секунд, после чего в кормушке появлялся корм. Он заметил, что у крыс вырабатывается тенденция приближаться к кормушке при включении тона. Это наблюдение может говорить о том, что во время научения устанавливается порядок действий в отношении кормушки, и приобретенная информация откладывается в памяти в форме, тесно связанной с ее применением. Согласно альтернативному объяснению, крыса воспринимает тон как причину появления пищи, т.е. возникает декларативная репрезентация. То, что крыса стремится приблизиться к кормушке при включении тона, в таком случае должно объясняться иначе, потому что декларативная система пассивна, т.е. не управляет поведением животного. Таким образом, процедурная репрезентация дает менее сложное объяснение поведению крысы.

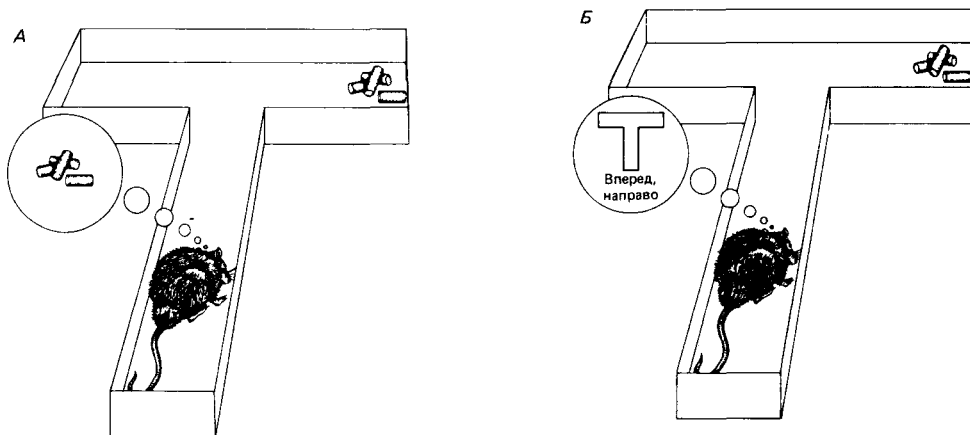


Рис. 19.9. Простые примеры декларативной (слева) и процедурной (справа) репрезентаций. В первом случае крыса обладает мысленным образом цели, во втором следует простому правилу поведения.

Предположим, однако, что после образования связи тон-пища крысы начинают сталкиваться с сочетанием пища-болезнь до тех пор, пока не станут отказываться от предлагаемого корма. Теперь у них образовались две отдельные ассоциации: тон-пища и пища-болезнь. Вопрос состоит в том, способны ли животные интегрировать их. С одной стороны, декларативная система дает основу для интеграции, потому что обе репрезентации имеют общий член «пища». Холланд и Штрауб (Holland, Straub, 1979) показали, что крысы интегрировали информацию, заключающуюся в двух таких связях, усвоенных в разное время. Животные, сталкиваясь с сочетанием пища-болезнь вслед за сочетанием тон-пища, были не склонны приближаться к кормушке при новом предъявлении тона.

Не приходится сомневаться в способности животных интегрировать возникшие по отдельности ассоциации, что легче всего объяснить декларативной системой. Однако при некоторых обстоятельствах интеграции не происходит, что говорит о возможности формирования поведения на

основе процедурной репрезентации (Dickinson, 1980).

В декларативной системе должен быть какой-то способ перевода заложенной в памяти репрезентации во внешнее поведение. Для этого предложены различные механизмы (Dickinson, 1980), но здесь мы не будем на них останавливаться. Важно то, что, хотя процедурная теория дает относительно простое объяснение ситуаций простого научения, для истолкования наблюдаемых явлений может потребоваться более сложная теория, не исключая некоторой формы декларативной репрезентации. Если допустить, что декларативная система необходима для объяснения поведения, необходимо также признать наличие у животного некоторой формы мышления. В то же время надо четко отделять свидетельства декларативной репрезентации от попыток упрощенного объяснения с помощью этого понятия поведенческих феноменов. Возможно, концепция декларативной системы всего лишь удобный костыль, на который может опереться современная теория обучения.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Некоторые стороны выработки условных рефлексов скрыты от наблюдателя, и это позволяет думать, что она включает когнитивные процессы.

2. О животных, которые на первый взгляд внезапно находят решение задачи, иногда говорят, что они проявили инсайт. Но не всегда ясно, чем именно такой процесс отличается от обыкновенного научения.
3. О некоторых сторонах ассоциативного научения говорят, что они требуют когнитивного объяснения, так как, по-видимому, связаны с мысленным образом достигаемой цели. Альтернативное объяснение предполагает, что животные просто выполняют сложный порядок действий.

Рекомендуемая литература

Dickinson A. (1980) *Contemporary Animal Learning Theory*, Cambridge University Press, Cambridge.

Часть III.

Представление о природе сложного поведения

В третьей части этой книги мы рассмотрим основные черты сложного поведения. Чтобы лучше понять этот вопрос, нам нужно осмыслить это поведение с двух точек зрения: с точки зрения его эволюционно сформировавшейся структуры и с точки зрения его механизмов.

Такой комплексный подход — традиционная компетенция этологии в отличие от связанных с ней научных дисциплин: эволюционной биологии и психологии. Биологи-эволюционисты (в том числе зоосоциобиологи) рассматривают поведение с точки зрения его предшествующей эволюции и не адресуются к проблемам его сегодняшней непосредственной причинности. Психологов же прежде всего интересуют эти непосредственные причины поведения, и они редко используют строгие аргументы, основанные на теории естественного отбора. В свою очередь этологи при изучении поведения пытаются соединить механизменные и эволюционные подходы. Их исследовательские интересы не ограничиваются вопросом о том, каким образом осуществляется регуляция поведения. Их интересует также и то, каким образом возникли эти механизмы и почему конкретные механизмы проявляются в конкретных обстоятельствах.

В этой третьей части книги мы прежде всего рассмотрим некоторые области классической этологии, где и применяется такой двусторонний подход. Затем мы остановимся на самых последних попытках связать вопросы о сформировавшейся в эволюции структуре поведения и его механизмах. И наконец, мы рассмотрим трудные проблемы языка и познавательных возможностей животных, где, по-видимому, такой двусторонний подход к проблеме окажется весьма полезным в будущем.

В этом разделе мы обсудим те вопросы классической этологии, которые касаются и эволюционно обусловленной структуры поведения и его механизмов. Гл. 20 посвящена проблеме инстинкта. Она начинается с ранних представлений об инстинкте и описывает постепенно усложняющееся понимание инстинкта как явления, требующего научения, что иллюстрируется импринтингом. В гл. 21 сообщается о смещенной активности, которая все еще требует причинного объяснения, но изучение которой обеспечило плодотворную почву для рассмотрения эволюционных аспектов коммуникации. В гл. 22 обсуждаются вопросы коммуникации животных в эволюционном и мотивационном аспектах, что создает основу для последующего рассмотрения проблемы языка животных.

Конрад Лоренц (1903 г.)



(Фотография Hermann Kacher.)

Конрада Лоренца и Нико Тинбергена считают прежде всего основателями современной этологии. Научный подход этих ученых был подготовлен исследованиями Уитмена (Whitman, 1842–1910), Крейга (Craig, 1876–1954) в Америке и Хейнрота (Heinroth, 1871–1945) в Германии, однако именно их работы обеспечили основу для будущего развития этологии, а их подход оказался альтернативным для господствовавшего тогда в Америке бихевиоризма.

Конрад Цахариус Лоренц родился в Австрии. Он изучал медицину в Вене и параллельно занимался сравнительной анатомией, философией и психологией. Сначала он работал демонстратором, а затем читал курсы по сравнительной анатомии и зоопсихологии. В то же время в своем фамильном доме в Альтенберге он изучал поведение животных. В 1940 г. он стал профессором философии в Кенигсбергском университете, но в 1943 г. его призвали в армию на медицинскую службу. В 1944 г. Лоренц был взят в плен советскими войсками. После освобождения в 1948 г. он работал в университете города Мюнстера, а затем в Зеевизене в Институте физиологии поведения имени Макса Планка. Там он работал до 1973 г., пока не ушел в отставку.

Николас Тинберген родился в Гааге (Нидерланды) и изучал биологию в Лейденском университете. В 1930 г. он отправился с экспедицией в Гренландию, а в 1938 г. посетил Лоренца в Альтенберге. Во время второй мировой войны он был интернирован в лагерь заложников в Нидерландах. После освобождения Тинберген стал профессором зоологии в Лейденском университете. В 1949 г. его пригласили читать курс зоологии в Оксфордском

Нико Тинберген (1907 г.)



(Фотография B. Tschanz.)

университете, где он организовал группу по изучению поведения животных. В 1974 г. он ушел в отставку.

В 1973 г. Конраду Лоренцу и Нико Тинбергену вместе с Карлом фон Фришем была присуждена Нобелевская премия по медицине. И Лоренц, и Тинберген подчеркивали важность непосредственного изучения поведения животных в естественной среде. Научный подход Лоренца отличается большей философской направленностью. Его многочисленные теории оказали большое влияние на развитие науки о поведении. Тинберген был талантливым биологом-натуралистом, который провел множество тонких экспериментов в природных условиях. Главное, что отличает исследования Лоренца и Тинбергена, – это попытка соединить эволюционное, или функциональное, понимание сути поведения и причинное, или механистическое. Например, в своей статье «Задачи и методы этологии» (1963) Тинберген формулирует четыре вопроса, на которые, по его мнению, необходимо ответить, чтобы полностью понять любой вид поведения животного; к числу этих вопросов он относит следующие: каковы причины совершения животным того или иного поведенческого акта; как происходит становление этого акта в онтогенезе; каково его значение для выживания; наконец, как проходила его эволюция.

Это, вероятно, самая значительная особенность этологии. И если биологи-эволюционисты исследуют функциональное значение поведения, а психологи его возможные причины и механизмы, то этологи вслед за Лоренцом и Тинбергеном при изучении поведения животных пользуются всеми четырьмя подходами.

20. Инстинкт и научение

История концепции *инстинкта* сложным образом переплетается с концепцией произвольного поведения и нашей ответственностью за свои действия. Платон и большинство древнегреческих философов рассматривали поведение человека как результат рациональных и произвольных процессов, когда индивидуумы свободны в выборе любого пути действия, который диктует их разум. Этот подход, названный *рационализмом*, существует и по сей день.

В XIII столетии философ Фома Аквинский писал: «Человек имеет чувственное желание и рациональное желание, или волю. Его желания и поступки не определяются только чувственными ощущениями, как у животного. Он обладает способностью к самоопределению, благодаря чему имеет возможность действовать или не действовать. ... Воля детерминирована тем, что разум считает полезным, — рациональной целью. Это тем не менее не принуждение: принуждение существует там, где организм неизбежно детерминирован внешней причиной. Человек свободен, поскольку он рационален, поскольку он не вовлекается в действие внешней причиной без его согласия и поскольку он может выбирать средства достижения полезного эффекта, или цели, которую поставил его разум».

Сегодня мы признаем, что нельзя считать индивидуума ответственным за свое поведение, когда он поступает по принуждению и в этих обстоятельствах он не должен быть ни поощрен, ни наказан. Фома Аквинский считал, что поведение животного строго детерминировано чувственными желаниями, хотя он, по-видимому, и допускал, что животное способно к некоторой элементарной рассудочной деятельности. «Другие, подобно

неразумным животным, действуют на основе некоего выбора, ибо овца убегает от волка, руководствуясь своего рода рассудком, позволяющим ей считать волка для себя опасным. Но этот рассудок произволен: он детерминирован природой».

Некоторые древнегреческие философы, и в частности, Демокрит, отошли от общих позиций рационализма и полагали, что события в психическом мире совершаются точно так же, как и в физическом. Этот подход называется *материализмом*. Такое объяснение поведения существовало вплоть до Рене Декарта. В своей работе «Страсти души» (1649 г.) Декарт писал, что животные это механические автоматы, тогда как поведение человека находится под двояким влиянием: механического тела и рационального разума. Кульминацией материализма можно считать суждения Томаса Гоббса (1651) о том, что объяснения всех вещей можно найти в их физических движениях. По мнению Гоббса, воля — это просто то представление о себе, которое имеет человек. Объясняя психические явления материальными терминами, пытаясь найти механистическое толкование целенаправленного поведения и рассматривая волю как эпифеномен, Гоббс предвосхитил многие современные научные представления. Однако такой радикальный материализм не мог быть принят еще в течение многих десятилетий.

Ассоциационисты, подобно материалистам, отрицали любую свободу воли, но они не считали необходимым объяснять поведение с помощью физических или физиологических понятий. И Джон Локк (1700), и Дэвид Юм (1739) высказали мнение о том, что поведение человека раз-

живается исключительно посредством опыта в соответствии с законами ассоциации. Такое представление сыграло важную роль на ранних этапах становления психологии как науки.

В этой главе мы обсудим связь между инстинктом и научением. Читатель обнаружит, что сегодня противопоставление этих категорий не столь широко, как было в прошлом. Чтобы понять, каким образом в нашем мировоззрении произошел такой сдвиг, полезно начать с исторического очерка.

20.1. Концепция инстинкта

Ранние исследователи рассматривали инстинкт как естественную природу биологически важных мотивов. Так, Фома Аквинский был уверен, что рассудочная деятельность животного не произвольна, а заложена природой. Декарт полагал, что инстинкт – это источник сил, которые управляют поведением, причем по воле бога это управление осуществляется таким образом, чтобы сделать поведение адаптивным. Ассоциационисты, по-видимому, отвергали любые представления об инстинкте, хотя Локк и писал о «чувстве неудобства, испытываемом при желании некоего отсутствующего блага ... Бог снабдил человека ощущением неудобства, возникающим при голоде, жажде и других естественных желаниях ... чтобы направлять и определять его потребности, необходимые для сохранения себя и для продолжения своего вида».

Если ассоциационисты полагали, что в основе поведения человека лежат его знания о последствиях своих действий и желание посредством этих действий достичь определенных целей, то другие, подобно Хатчесону (Hutcheson, 1728), утверждали, что инстинкт вызывает действие до того, как будет сделан какой-либо прогноз его последствий. Таким образом, первоначально инстинкт считали источником мотивационных сил, Хатчесон же рассматривал инстинкт как саму силу. Эта концепция инстинкта господствовала вплоть до новых рационалистов [например, Рейда (Reid, 1785); Гамильтона (Hamilton, 1858) и Джеймса (James, 1890)]. Итак, человечес-

кая природа представлялась как некая комбинация слепого инстинкта и рациональной мысли.

Представление об инстинкте как первичном двигателе поведения было подхвачено такими психологами, как Фрейд (Freud, 1915) и Мак-Дугалл (McDougall, 1908). Зигмунд Фрейд разработал мотивационную теорию невроза и психоза, которая отводила решающую роль в природе человека иррациональным силам. Он представлял себе поведение как результат взаимодействия двух основных энергий: силы жизни, лежащей в основе человеческой активности, направленной на самосохранение и продолжение жизни, и силы смерти, определяющей агрессивные и разрушительные действия человека. Фрейд рассматривал эти силы жизни и смерти как инстинкты, энергия которых требует внешнего выражения, или разрядки. Согласно Мак-Дугаллу, инстинкты – это иррациональные и непреодолимые начала поведения, которые направляют организм к достижению его целей. Он выделял несколько инстинктов, большая часть которых сопровождается соответствующими эмоциями. Например, бегство и эмоция страха, отвергание и эмоция отвращения, любопытство и эмоция удивления, драчливость и эмоция гнева.

Эти различные концепции инстинкта были порождены субъективным опытом человеческих эмоций. Такой сугубо ненаучный подход вызвал ряд трудностей, касающихся интерпретации фактов, согласования позиций психологов, детерминации ряда инстинктов, которые необходимо было выявить или существование которых надо было допустить. Дарвин (1859) был первым исследователем, который предложил определение инстинкта, основанное на объективном анализе поведения животного. Он трактовал инстинкты как сложные рефлексы, сформированные из отдельных поведенческих элементов, которые могут наследоваться и, значит, являются продуктами естественного отбора, эволюционирующими вместе с другими аспектами жизни животного. Таким образом, дарвиновская концепция инстинкта подобна концепции Декарта, где вместо бога выступает эволюция.

Идеи Дарвина послужили основой для представлений классической этологии, которые были сформулированы Лоренцом и Тинбергеном. Лоренц (Lorenz, 1937) утверждал, что многие типы поведения животных сформированы на основе ряда комплексов фиксированных действий, которые характерны для животных данного вида и в основном генетически детерминированы. Позднее (Lorenz, 1950) он утверждал, что каждый *комплекс фиксированных действий*, или инстинкт, мотивирован *энергией специфического действия*. Этот механизм сравнивался с жидкостью в сосуде: каждый инстинкт соответствует своему «сосуду», и когда появляется пусковой раздражитель, жидкость «выливается» в форме инстинктивной силы (drive), которая вызывает адекватное поведение. Тинберген (1951) высказал предположение, что эти сосуды, или центры инстинктов, организованы по иерархическому принципу, в результате чего энергия, ответственная за один тип активности, например размножение, будет вызывать ряд подчиненных активностей, таких, как строительство гнезда, брачное, а затем и родительское поведение. Лоренц и Тинберген представили многочисленные примеры того, что они считали инстинктивным поведением.

Такая концепция инстинкта, принятая в классической этологии, в настоящее время удовлетворяет не всех. Это происходит по двум причинам. Во-первых, не все разделяют точку зрения, согласно которой инстинктивные силы, или драйвы, обеспечивают энергией определенные виды поведения. По причинам, которые подробно обсуждались в разд. 15.5, мотивация больше не рассматривается с точки зрения драйва, сверхрефлексов или инстинктивных побуждений (urges). Во-вторых, многие не согласны с утверждением, что определенные типы поведения являются врожденными, т. е. развиваются независимо от условий внешней среды. Как мы уже отмечали в гл. 3, в настоящее время нельзя считать, что генетические влияния на поведение не зависят от средовых воздействий. Термин «врожденный» был введен для обозначения характерного для вида типа поведения; при этом не следует

забывать, что и ранние средовые влияния являются также характерными для вида, т. е. что условия, в которых рождаются и развиваются различные члены вида, часто оказываются очень сходными.

Примитивное представление об инстинктивном поведении сводилось к тому, что детальные инструкции по реализации поведения и раздражители, которые вызывают это поведение, закодированы в генах организма. Онтогенез поведения считается фиксированным в том смысле, что условия развития организма не влияют (до известной степени) на формирование поведения. Инстинктивное поведение, таким образом, является видовым признаком, и сформировано оно на основе комплексов фиксированных действий, которые запускаются специфическими сигнальными раздражителями (знаковыми стимулами). Инстинктивное поведение адаптивно, поскольку естественный отбор действует на него точно так же, как он действует на другие генетически детерминированные признаки. В ранней этологической литературе можно выявить следующую тенденцию: допускается, что всякое поведение, имеющее явно адаптивный характер, должно быть инстинктивным, в отличие от поведения, которое приобретает путем научения и на которое не действует естественный отбор.

20.2. Врожденный пусковой механизм

Ранние этологи (Uexkull, 1934; Lorenz, 1935) полагали, что животные нередко реагируют инстинктивно на специфические раздражители, порой достаточно сложные. Такие раздражители стали называть *сигнальными раздражителями* (*знаковыми стимулами*). Пример реакции на такой стимул изображен на рис. 20.1. Сигнальный раздражитель представляет собой какую-то часть общей структуры стимула, и эта часть может быть относительно простой. Например, у самца трехиглой колюшки в брачный период брюшко становится ярко-красным. Это и есть сигнальный раздражитель, который вызывает агрессию со стороны другого самца, охраняющего свою территорию. Как можно видеть на рис. 20.2, для про-



Рис. 20.1. Малиновка атакует модель птицы. Красная грудка модели это сигнальный раздражитель. (Рисунок по фотографии из работы Sparks, 1982.)

воцирования агрессии достаточно и грубой модели, лишь бы нижняя ее часть была окрашена в красный цвет. Напротив, только что убитый самец колюшки, у которого брюшко не красное, уже не мо-

жет вызвать атаки со стороны других самцов. Таким образом, многие другие признаки самца колюшки, по-видимому, игнорируются другими самцами. Красный цвет становится гораздо более эффективным, если им окрашена нижняя часть модели.

Именно такие сигнально-структурные взаимоотношения составляют общую черту сигнальных раздражителей, однако в случае с колюшкой это, видимо, не столь существенно. Тинберген (Tinbergen, 1953) описывает свои опыты по изучению территориального поведения, которые он проводил на самцах колюшки в аквариуме, помещенном на окне. Всякий раз, когда мимо окна проезжал красный почтовый фургон, рыбы тут же пытались «атаковать» его, как будто это был самец-соперник. Не так давно сотрудники телевизионной компании Би-би-си имели возможность повторить эти эксперименты, когда снимали для телевидения исторический документальный фильм (Sparks, 1982).

Основываясь на том, что такого рода стимулы вызывают совершенно определенные реакции, ранние этологи предположили наличие в организме животного какого-то внутреннего механизма узнавания сигнальных раздражителей. Этот предполагаемый механизм стали называть *врожденным пусковым механизмом* (ВПМ) (Lorenz, 1950; Tinbergen, 1950). Сформулированная концепция имеет три важных аспекта. Во-первых, подразумевается, что этот механизм врожденный, а это означает, что и распознавание сигнального раздражителя, и реализация ответной реакции на него тоже врожденные и составляют видовую особенность животного. Однако, как мы уже отмечали в гл. 3, эти ранние представления этологов о врожденности несколько отличаются от тех, что приняты в настоящее время. Во-вторых, имеется в виду, что ВПМ играет роль высвободителя (спускателя) ответа на сигнальный раздражитель. При этом полагают, что ВПМ сдерживает заключенную в организме специфическую (для данного действия) энергию, или побуждение, до тех пор, пока животное не опознает соответствующий сигнальный

раздражитель, в ответ на который и высвободится энергия в виде соответствующего поведения. Этот аспект ВПМ был настолько существенным, что сигнальные раздражители часто называли «релизерами» (от англ. release – высвобождать, спускать). И наконец, в-третьих, считают, что этот поведенческий ответ, высвобожденный с помощью ВПМ, стереотипен и является частью врожденного репертуара, представленного комплексами фиксированных действий. Последние, как первоначально предполагал Лоренц (Lorenz, 1932), это определенные действия, характеризующиеся достаточно жесткой координацией, что-то вроде рефлексов. Считалось, что они врожденные и видоспецифичны.

Лоренц проводит различие между комплексами фиксированных действий и рефlekсами, указывая при этом на несколько пунктов. Прежде всего комплексы фиксированных действий могут быть высвобождены в ответ на различные раздражители, тогда как рефlekсы вызываются лишь специфическими стимулами. Кроме того, для выполнения комплексов фиксированных действий животные должны испытывать мотивацию, тогда как для рефlekторных действий этого не нужно. И наконец, комплексы фиксированных действий могут проявиться и в отсутствие внешних раздражителей – тогда их называют *холостыми действиями*. Некоторые из этих пунктов сегодня представляются спорными. Например, рефлекс испуга можно вызвать различными стимулами. Помимо этого, сейчас известно, что многие комплексы фиксированных действий генерируются как вполне предсказуемые, без участия обратной связи, чем и определяется стереотипность их проявления.

Типичный пример анализа наблюдений с точки зрения концепции ВПМ мы находим у Берендса (Baerends, 1950).

«Мы располагаем важными данными в пользу представлений о том, что всякому пусковому механизму соответствует свой собственный сигнальный раздражитель. Например, роющая оса *Ammophyla adriaansei*, которая ловит гусениц и притаскивает их в гнездо в качестве пищи для своих личинок, может реагировать на гусеницу различным образом в

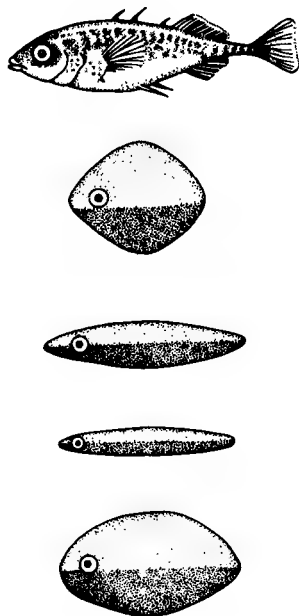


Рис. 20.2. Модели самца трехиглой колюшки, которые вызывают нападения со стороны самца, охраняющего свою территорию. *Вверху* – мертвый самец, утративший брачный наряд. Изображенные под ним четыре модели очень примитивны, но их красная нижняя часть оказывается достаточно эффективным сигнальным раздражителем, чтобы вызвать нападение. (По Tinbergen, 1951.)

зависимости от того, какой из ее инстинктов в этот момент будет активирован. Во время охоты она ловит гусеницу и парализует ее. Когда же гусеница оказывается около гнездового отверстия сразу после того, как оса открыла его, оса затаскивает ее внутрь. Но когда гусеница лежит близко к гнезду и оса заделывает вход в него, гусеница может быть использована как строительный материал. И, наконец, если мы положим ее в «гнездовую шахту» в то время, когда оса строит гнездо, она выбросит гусеницу точно так же, как она поступает с другим мешающим ей предметом, например с кусочком корешка растения. Таким образом, один и тот же объект в зависимости от состояния животного вызывает у него различные ответы. Однако во всех этих ситуациях от гусеницы постоянно идут зрительные и химические сигналы к чувствительным органам осы, где они всегда трансформируются в импульсы. Отсюда следует, что именно активированный в данный момент инстинкт осы определяет, какие из этих импульсов будут на каком-то этапе



Рис. 20.3. Серый гусь возвращает в гнездо выкатившееся яйцо. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour. 1981.)

их пути блокированы, а какие смогут пройти по еще неизвестному нам пути в нервной системе, чтобы в конце концов стимулировать главный моторный центр данной реакции. Имеются данные о том, что в каждом случае эффективными оказываются различные стимулы. Весьма вероятно, что во время охоты оса воспринимает присутствие гусеницы по запаху, но когда она оставляет гусеницу при перетаскивании ее к гнезду, то для ее отыскания она использует в первую очередь зрительные сигналы».

Здесь мы познакомились с некоторыми элементами общего феномена фильтрации стимулов, о котором говорилось в гл. 12.5. Показав, что животные избирательно реагируют на сложные стимулы, этологи внесли большой вклад в понимание того, как осуществляется перцепция у животных. Вместе с тем их концепция ВПМ не лишена целого ряда уязвимых мест. Так, например, Хайнд (Hinde, 1966) отмечает, что при использовании термина ВПМ часто подразумевается, что этот механизм специфичен для какой-то определенной реакции, но доказательства его существования основаны на изучении только этой реакции. Однако вполне вероятно, что особый сигнальный раздражитель может быть связан не только с одним аспектом поведения. Кроме того, избирательную реактивность животного нельзя связывать исключительно с теми стимулами, которые «запускают» реакцию. Она может проявляться и в ответ на аспекты стимула, которые важны для ориентации поведения. И наконец, механизм избирательности не обязательно должен быть исключительно врожденным; на него может влиять и научение. Как было показано в гл. 12.5, представление о сигнальном раздражителе не очень далеко отстоит от представлений об избирательном внимании — концепции, которая зародилась при исследовании процесса научения у животных.

Среди первых этологов были и такие, которые хорошо знали о существовании этих проблем. Так, Тинберген (1951) особо подчеркивал, что имеются существенные различия между пусковым (высвобождающим) и направляющим аспектами стимула. Он демонстрировал это различие на примере поведения самки серого гуся, которая возвращает в гнездо выкатившееся яйцо (см. рис. 20.3); это поведение в тридцатые годы они изучали вместе с Лоренцом.

20.3. Открытие импринтинга

Среди исследований Лоренца, которые существенно обогатили этологическую науку, одним из главных представляется изучение развития социальных отношений у животных, и прежде всего — явления импринтинга. На эти исследования в значительной степени его натолкнули собственные наблюдения за поведением галок, а также предшествующие работы Хейнрота (Heinroth). Хейнроту нередко приписывается честь быть первым, кто использовал термин *импринтинг* (Prägung), однако Сполдинг (Spalding) на много лет раньше провел серьезные исследования импринтинга. В период с 1872 по 1875 г. он опубликовал 6 статей, в которых были приведены результаты тщательных наблюдений за вылуплением цыплят и их поведением в первые несколько дней жизни. Эта работа предвосхитила многие более поздние работы по изучению инстинктов, которые проводили ранние этологи (см. гл. 3), и содержала следующее важное наблюдение: только в возрасте двух-трех дней цыплята следуют за любым движущимся объектом, и у них развивается прочная привязанность к нему. Сполдинг умер в 1877 г. в возрасте 37 лет, и его работы были забыты. Вновь открыл и опубликовал их Холдейн (Haldane) только в 1954 г. Проживи Сполдинг больше, он, вероятно, считался бы основателем этологии (Thorpe, 1979).

В 1910 и 1911 гг. Хейнрот опубликовал свои основные статьи по этологии уток и гусей. Он подробно исследовал поведение у различных видов животных и стал ос-

новоположником сравнительного метода в этологии (см. разд. 5.4). Хейнрот наблюдал за поведением гусят, которые появлялись на свет в инкубаторе, затем некоторое время за ними ухаживал человек, а потом их помещали в гусиную семью. Хотя родители в этой семье и принимали гусят как своих собственных детей, приемыши тем не менее не были склонны считать их своими родителями. Каждый гусенок с писком убежал и следовал за первым человеком, который проходил мимо; своими родителями он считал людей (Heinroth, 1910). Хейнрот пришел к следующему выводу: чтобы успешно ввести такого гусянка в естественную гусиную семью, нужно, забрав его из инкубатора, немедленно поместить в мешок, чтобы он не мог увидеть облик человека.

Лоренц (Lorenz, 1935), расширивший представления Хейнрота, утверждал, что импринтинг в отличие от обычного научения происходит лишь на определенной стадии развития животного и является необратимым. Лоренц подтвердил данные Хейнрота о поведении гусят (см. рис. 20.4), а также провел дополнительные исследования на утках кряквы, птенцах голубей, галок и многих других птиц. Он подтвердил положение Хейнрота о том, что птицы, импринтированные на человека, будут часто направлять на него свое специфическое половое поведение. Так, Лоренц (Lorenz, 1935) отмечал, что египетская горлица (*Streptopelia risoria*), импринтированная на человека, направляла поведение ухаживания по отношению к его руке, и если руке придавали соответствующее положение, горлица пыталась спариваться с ней. Лоренц (1935) подчеркивал, что это поведение, демонстрирующее результат импринтирования, является врожденным, тогда как узнавание объекта импринтирования не имеет врожденной основы. Он считал, что молодое животное становится импринтированным на любой движущийся объект, который оно увидит в определенный период своего развития, и будет соответствующим образом направлять на него свое сыновнее, половое и социальное поведение.

Как утверждали Хейнрот (Heinroth,

1910) и Лоренц (Lorenz, 1935), птенцы выводковых птиц и детеныши млекопитающих, которые способны передвигаться вскоре после появления на свет (см. гл. 3), проявляют совершенно одинаковую привязанность к движущимся объектам. Только что вылупившиеся гусята и утята, отделенные от матерей, будут следовать за медленно идущим человеком (рис. 20.4), грубой моделью утки или даже картонной коробкой. Ягненок будет следовать за человеком, который выпаивал его из соски, даже если он не голоден. И тогда, когда ягненок перестанет питаться молоком и присоединится к стаду, он будет приближаться к своему первому хозяину и следовать за ним. Таким образом, поскольку ягненок следует за человеком как за своим родителем и поскольку, став взрослым, он сохраняет некоторую привязанность к этому человеку, можно говорить, что явление импринтинга характеризуется как долговременными, так и кратковременными аспектами.

Хотя «реакцию следования» вызывают очень многие сигналы, некоторые из них оказываются более эффективными, чем другие. Можно сказать, что до известной степени стимул будет тем эффективнее, чем больше он будет привлекать внимание животного (Bateson, 1964). Однако если объект будет слишком бросаться в глаза, то он вызовет у животного реакцию бегства, а не приближения. Утята, например, приближаются к человеку, который качается из стороны в сторону, но убегают, когда человек двигается слишком энергично. У некоторых видов животных имеются особые предпочтения. Так, цыплята больше всего готовы следовать за голубыми или оранжевыми объектами: утята кряквы — за желто-зелеными, причем охотнее они следуют, если объект издает соответствующие звуки. Каролинская утка (*Aix sponsa*) гнездится в дуплах деревьев, и обычно мать вызывает птенцов из гнезда, находясь на некотором расстоянии от него; эти утята будут приближаться к источнику ритмического звука даже в отсутствие каких-либо зрительных раздражителей (Gottlieb, 1963).

Как правило, чем дольше животное следует за каким-либо объектом и чем боль-



Рис. 20.4. Гусята следуют за Конрадом Лоренцом. (Фотография Dörfler Kasterne. С разрешения Radio Times.)

ше знакомится с ним, тем меньше его привлекают другие объекты. «Реакцию следования» можно усилить путем пищевого подкрепления; кроме того, в природе подкрепляющими факторами оказывается контакт с матерью и исходящее от нее тепло.

Некоторые исследователи (например, Hess, 1958; 1959a) утверждали, что степень импринтирования отчасти определяется усилиями, которые молодое животное затрачивает при следовании за объектом-родителем. Хесс (Hess, 1958) разработал экспериментальную установку, в которой утят помещали на специальную дорожку, где они могли следовать за движущимся предметом. При этом некоторым утятам приходилось преодолевать барьеры, чтобы не отставать от своего родителя, а другие могли бежать свободно.

Хесс установил, что у утят, преодолевших препятствия, степень импринтирования была выше, нежели у утят, на пути которых этих препятствий не было. Точно также он утверждал, что у утят, которые следовали за «родительской» моделью вверх по наклонной плоскости, импринтинг оказывался более прочным, чем у утят, бежавших по горизонтальной плоскости. На основании этих результатов Хесс сформулировал закон усилия, который связывал силу импринтирования с энергией, которая затрачена при следовании.

Однако попытки повторить эти результаты не увенчались успехом; во многих случаях они приводили к прямо противоположным результатам (см. Sluckin, 1964). Действительно, у разных видов животных существуют выраженные различия в тенденции следования за объектами-родителями. Готтлиб (Gottlieb, 1961) сообщил, что утята пекинской утки сначала следуют за такими объектами бодрее, чем утята кряквы, однако степень импринтирования у тех и других оказывалась одинаковой. Как мы увидим позже, у многих видов животных проявляются такие формы импринтинга, при которых вообще реакции следования не наблюдается.

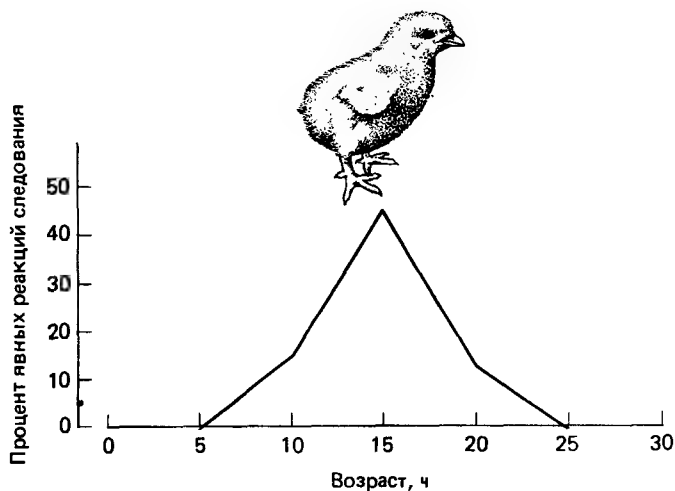
20.4. Чувствительные периоды для запечатлевания

Лоренц (Lorenz, 1935) считал, что импринтирование возможно только в определенный период развития организма и что это целиком определяется эндогенными факторами, сходными с факторами, вызывающими эмбриональную индукцию. Однако теперь мы знаем, что период, в течение которого может произойти импринтирование, значительно меняется под влиянием жизненного опыта животного. Утята и цыплята стараются собираться вместе даже в отсутствие родителя. Гитон (Guiton, 1959) обнаружил, что цыплята, которые содержались в группах, прекращали следовать за движущимися объектами уже через три дня после вылупления, тогда как у цыплят, выросших в изоляции, «реакция следования» проявлялась намного дольше. Он смог показать, что цыплята, воспитанные в группе, становятся импринтированными друг на друга.

Если возраст развивающегося животного измерять от начала его эмбриональной жизни, то тогда наступление чувствительного периода у утят кряквы будет более четко выражено, чем в том случае, если отсчет возраста вести от момента их вылупления (Gottlieb, 1961, 1971). А это наводит на мысль, что жизненный опыт птенца после выхода из яйца, по-видимому, не очень важен и начало чувствительного периода определяется только созреванием. Однако в работах последнего десятилетия было показано, что опыт, приобретенный после вылупления, также имеет значение (Landsberg, 1976). Было высказано предположение, что эти сроки связаны с изменениями в двигательной активности новорожденного (Hess, 1959a), а также с созреванием зрительной системы и некоторых областей мозга (Bateson, 1979).

Только что вылупившиеся птенцы многих видов птиц сначала не боятся новых объектов и, напротив, стремятся приблизиться к ним и «обследовать» их. Несколькими днями спустя птенцы становятся более боязливыми и проявляют признаки страха при встрече с незнакомыми объек-

Рис. 20.5. Чувствительный (критический) период у цыплят. Относительное число случаев следования, наблюдавшееся у цыплят разного возраста в лабораторных экспериментах с реакцией следования. (Hess, 1959a.)



тами. Время, когда наступает такая перемена, зависит от условий содержания новорожденных (Bateson, 1966). Для только что вылупившегося птенца не существует ничего знакомого, так же как и незнакомого, но только лишь он познакомится с некоторыми стимулами, он оказывается в состоянии отличать их от других. Бейтсон (Bateson, 1964) обнаружил, что цыплята меньше сторонятся движущихся объектов, если эти объекты окрашены в тот же цвет, что и стены помещения, где содержались цыплята. Все это свидетельствует о том, что в течение нескольких дней после вылупления цыплята научаются выделять определенные характеристики их непосредственного окружения и отличать их от новых стимулов. Они сторонятся тех объектов, которые воспринимаются ими как незнакомые. В естественной среде мать и цыплята-сисы очень скоро становятся знакомыми, а большая часть других объектов сначала будет незнакомой. Хесс (Hess, 1959b) обнаружил, что график увеличения скорости передвижения цыплят с возрастом тесно коррелирует с графиком, показывающим сроки наступления у них чувствительного периода (рис. 20.5). Он также показал, что график проявления реакций страха у растущих цыплят (измерялось по числу птенцов, издающих сигналы беспокойства в стандартной ситуации) коррелирует с окончанием критического периода (рис. 20.6).

Альтернативную рабочую модель предложил Бейтсон (Bateson, 1978, 1979). Он проводит образную аналогию между процессом развития организма и односторонним движением поезда от станции, названной им Зачатие. В начале путешествия все окна поезда закрыты, так что пассажиры не могут видеть, что происходит снаружи. На более поздней стадии путешествия по жизни некоторые окна начинают открываться, демонстрируя пассажирам внешний мир. Каждое купе этого поезда с его обитателями представляет собой конкретную систему поведения, чувствительную к внешней среде на определенной стадии развития организма. Как только окна купе открываются, пассажиры имеют возможность познакомиться с окружающим их миром. Окна могут затем снова закрыться или оставаться и дальше открытыми. Вполне вероятно также, что за время путешествия сами пассажиры могут измениться. Бейтсоновский поезд развития — модель весьма привлекательная, поскольку она учитывает некоторые сложности реальной ситуации. Внешняя среда (пейзаж) непрерывно меняется, и различные развивающиеся системы (купе) также могут изменить свою природу (обитателей); они могут быть запрограммированными таким образом, чтобы реагировать на внешние воздействия (видеть мир через окна) в различные моменты развития.

Имеющиеся данные позволяют предпо-

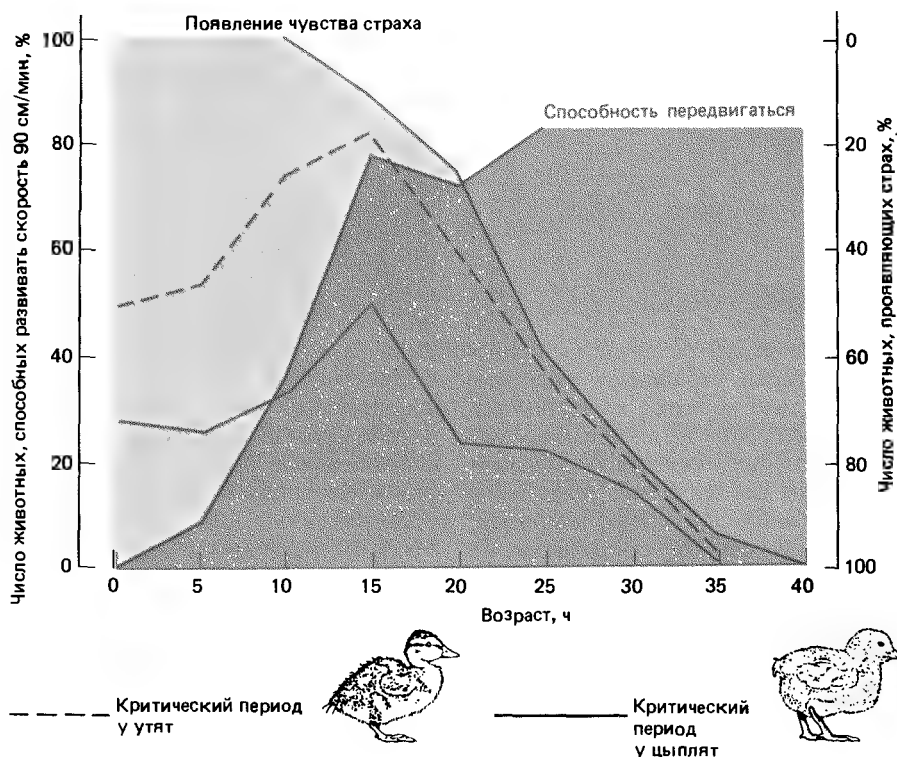


Рис. 20.6. Эмпирически и теоретически определенные чувствительные периоды у домашних цыплят и утят кряквы. Эмпирические критические периоды у цыплят и утят показаны соответственно сплошной и штриховой линиями. Светло-окрашенная область обозначает относительную долю птиц, проявляющих реакцию испуга. Темно-окрашенная область показывает относительную долю птиц, выдержавших испытание на способность передвигаться с достаточной скоростью. Наиболее темная область (где перекрываются две окрашенные зоны) обозначает чувствительный период, определенный теоретически, исходя из предположения, что он определяется двумя вышеупомянутыми факторами. (Hess, 1959b.)

ложить, что может существовать не один тип чувствительного периода. Первые исследователи импринтинга показали, что и сыновнее, и последующее половое поведение может быть изменено под влиянием раннего опыта. Результаты более поздних исследований (Schutz, 1965; Vidal, 1976; Gallagher, 1977) позволили предположить, что чувствительный период для полового импринтинга наступает позже, чем для сыновнего. Например, Видал (Vidal) показывал молодым петушкам движущуюся модель во время одного из трех возрастных периодов: от вылупления до 15 сут, от 16 до 30 сут или от 31 до 45 сут. Петушки впоследствии воспитывались или вместе с курицей, или без нее до 150-суточного возраста. В этот период им предъявляли ряд тестов на предпочтение.

Оказалось, что цыплята, которым показывали модель в возрасте от 31 до 45 сут, демонстрировали наиболее сильное половое предпочтение этой модели, несмотря на то, что сыновнее поведение по отношению к этой модели (во время ее экспозиции) было у них самым слабым. Чувствительный период для сыновнего импринтинга в норме продолжается от 1 до 30 сут (см. рис. 20.6). Известно, что критические периоды для научения имеют место и во многих других ситуациях. Так, например, недоедание приводит к остановке роста крыс, если оно происходит в раннем периоде их жизни (Dobbing, 1976; Smart, 1977). Хэндлинг оказывает влияние на последующее поведение взрослых крыс, если он проводится в то время, когда крысята еще находятся при матери

(Denenberg, 1962). Чувствительные периоды мы обнаруживаем и при научении птиц пению, а человека – языку. Много других подобных примеров представлено в работе Бейтсона (Bateson, 1979).

20.5. Аспекты долговременного импринтинга

В результате сыновнего импринтинга между молодым и родителем (истинным или приемным) развивается привязанность, которая утрачивает свое значение, как только молодое животное достигает зрелого возраста. Однако этот ранний опыт может оказывать отдаленное влияние на последующее социальное поведение организма. У собак, например, чувствительный период приходится на возраст между 3 и 10 нед жизни; в течение этого периода у щенков развиваются нормальные социальные контакты. Если щенка изолировать сразу после рождения и держать в таких условиях более 14 нед, то у него не сформируется нормальное социальное поведение. Подобно некоторым птицам, собаки легко воспринимают людей как социальных партнеров, и поэтому у щенка может образоваться прочная длительная связь со своим хозяином, если привязанность возникла в оптимальные сроки соответствующего чувствительного периода. У приматов тесный контакт между матерью и ее детенышем также имеет очень большое значение для нормального развития социальных взаимоотношений (Hinde, 1974).

Как мы уже отмечали раньше, у птиц импринтинг может оказывать серьезное влияние на проявляющееся у взрослого животного предпочтение определенных половых партнеров. Это явление часто называют *половым импринтингом*. На курах, утках и голубях легко провести эксперименты по взаимозамеке родителей-воспитателей (cross-fostering experiments). Если характерно окрашенные птенцы одной породы воспитываются с родителями другой породы, имеющими и другую окраску, то в половозрелом возрасте они обычно предпочитают спариваться с теми птицами, которые имеют окраску приемных родителей, а не своих

собственных. Так, например, Уорринер и его коллеги (Warriner et al., 1963) использовали в работе черные и белые разновидности домашних голубей (*Columba livia*). Шестнадцать ранее неспаривавшихся голубей помещали в большую клетку, где они могли формировать пары. Эти голуби были выращены либо черными, либо белыми родителями (табл. 20.1). Исследователи наблюдали и регистрировали особенности ухаживания и спаривания голубей. Эксперимент повторяли четыре раза, и каждый раз с новыми птицами, так что всего в этом опыте было использовано 64 голубя. Результаты показали, что в 26 случаях из 32 самцы спаривались с самками той же окраски, что и их приемные родители. В 5 из 6 оставшихся случаев самки спаривались с самцами, имеющими окраску своих приемных родителей. Таким образом, в большинстве пар предпочтение самцов было более значимым, чем предпочтение самок. Эти результаты отчетливо продемонстрировали влияние раннего опыта на выбор у голубя-самца. В случае с самками данные менее убедительны, поскольку предпочтение самок слишком часто маскировалось доминированием самца.

Подобные эксперименты по взаимозамеке родителей-воспитателей оказалось возможным проводить и на птицах различных, но близких биологических видов. В таких экспериментах использовались утки и гуси, голуби различных семейств,

Таблица 20.1. Характеристики голубей, использованных в каждом повторном опыте Уорринера и др. (Warriner et al., 1963) по изучению полового импринтинга. Шестнадцать ранее неспаривавшихся голубей, отобранных по полу, окраске и родителям-воспитателям, содержались вместе в большой клетке, где они имели возможность формировать пары

Окраска голубя	Пол	Родители-воспитатели	
		Белые	Черные
Белый	Самец	2	2
	Самка	2	2
Черный	Самец	2	2
	Самка	2	2

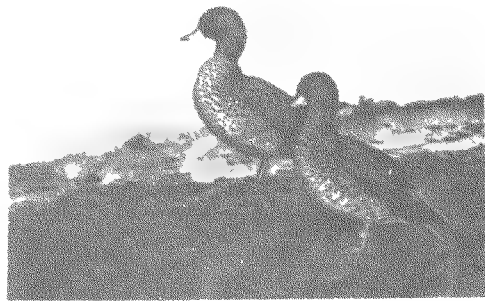
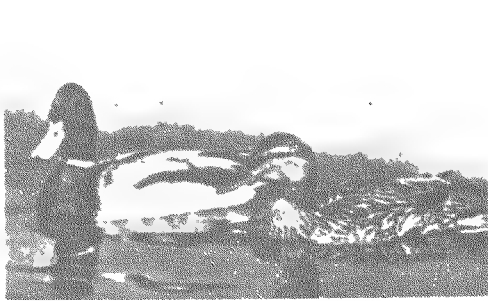


Рис. 20.7. Кряквы, для которых характерен половой диморфизм (слева), и мономорфные чилийские чирки (справа). (Фотография F. Schutz.)

джунглевая и домашняя куры, домовый и полевой воробьи, а также различные виды чаек и ткачиков. Общий вывод из этих экспериментов следующий: как правило, половая привязанность проявляется по отношению к тем животным, которые принадлежат к виду приемных родителей. Так, если самцы зебровых амадин (*Taeniopygia guttata*) воспитываются бронзовой амадиной (*Lonchura striata*), то во взрослом состоянии они будут ухаживать за самками бронзовой амадины. Даже если представляется возможность выбирать между сексуально возбужденной самкой зебровой амадины и невозбужденной самкой бронзовой амадины, самец зебровой амадины, воспитанный бронзовой амадиной, предпочитает последнюю. (Immelmann, 1972). Половое предпочтение по отношению к животным, относящимся к виду приемных родителей, не ограничивается предпочтительным отношением к каким-то определенным особям, а распространяется на всех особей этого вида. У самцов зебровых амадин после образования пары может развиваться предпочтительное отношение к определенной самке, однако вначале будет проявляться неперменное предпочтение всех самок того вида, который выполнял роль родителя. Что касается сыновнего импринтинга, то здесь с гораздо большей вероятностью развивается привязанность к каким-то определенным конкретным свойствам своего родителя или его «заменителя».

Шутц (Schutz, 1965, 1971) провел серию экспериментов на различных видах уток. Он обнаружил, что самцы, как правило, предпочитают выбирать полового парт-

нера, который напоминает воспитывавшую его самку. Самки же предпочитают спариваться с самцами собственного вида безотносительно к своему раннему опыту. Из 34 самцов кряквы, воспитанных родителями другого биологического вида или их одомашненной разновидности, 22 спаривались с самками, относящимися к виду приемных родителей, а 12 — с самками своего вида. Однако из 18 самок кряквы, воспитанных другими видами птиц, все, кроме трех, спаривались с самцами своего вида. Такие же результаты были получены Шутцем и на утках других видов, за исключением желтоклювого чирка (*Anas flavirostris*). Из 7 самок этого чирка, воспитанных кряквами, все впоследствии спарились с самцами кряквы. Для других видов уток, с которыми работал Шутц, был характерен половой диморфизм, т.е. окраска самок у них отличалась от окраски самцов (рис. 20.7). *Anas flavirostris* — мономорфны. У самца, как и у самки, не заметное по цвету оперение. Утят обычно воспитывает мать, и в норме они редко видят цветное оперение самца. На озерах часто можно видеть скопления уток разных видов, и полностью окрашенные самки кажутся гораздо более похожими друг на друга, чем самцы с их ярким, бросающимся в глаза оперением. Таким образом, самки диморфных видов легко различают самцов, у самцов же задача более трудная. Считают, что самцы диморфных видов должны больше полагаться на свой ранний опыт, чтобы научиться узнавать птиц своего вида (Schutz, 1971), как мы узнаем об этом позже в данной главе.

Половое импринтирование легче всего возникает по отношению к особям своего вида и гораздо труднее — по отношению к такому неподходящему виду, как человек. Однако в отсутствие каких-либо альтернатив может произойти длительное и прочное межвидовое импринтирование. Так, прирученные человеком птицы могут стать сексуально импринтированными на человека; известно, что такое половое запечатление проявляют птицы более 25 видов (Immelmann, 1972). Основанное на импринтировании половое предпочтение продолжается зачастую несколько лет. Так, например, кряквы, выращенные утками других видов и гусями, будут постоянно ухаживать за особями вида приемного родителя, даже если вместе они были не очень долго. Иммельман (1972) поменял родителей у бронзовой амадины и зебровой амадины, а затем изолировал их от приемных родителей на несколько лет. Большинство птиц успешно спаривались с особями своего вида, но, когда в конце концов они получили возможность выбирать между птицами своего вида и вида приемного родителя, они явно предпочитали ухаживать за птицами того вида, к которому относились приемные родители, воспитавшие их несколько лет назад.

20.6. Импринтинг как научение

Лоренц (Lorenz, 1935) считал, что импринтинг принципиально отличается от других форм научения; однако в настоящее время эта точка зрения стала непопулярной (Bateson, 1966; Hinde, 1970). Импринтинг — сужение предсуществующих предпочтений (a narrowing of pre-existing preferences) — это процесс, который имеет много общего с другими формами перцептивного научения. Вместе с тем импринтинг — это и научение организма реагировать особым образом на импринтированную ситуацию.

Перцептивное научение — понятие весьма неоднозначное, поскольку часто трудно определить, до какой степени животное научается организовывать свой перцептивный мир, а до какой степени его восприятие внешних стимулов является врожденным. В многочисленных экспери-

ментах было показано, что животные, которые на ранних этапах своего развития были лишены перцептивного опыта, различали стимулы хуже, чем нормальные животные (см. Hinde, 1970). Однако интерпретация экспериментов с сенсорной депривацией в аспекте перцептивного научения вызывает много возражений. Подвергшиеся депривации животные могут плохо выполнять тесты по различению сигналов, во-первых, потому что они научились полагаться на другие органы чувств, во-вторых, потому что предъявление новых стимулов вызывает у них эмоциональный дискомфорт и, наконец, в-третьих, потому что у них ухудшаются механизмы сенсорного восприятия. Здесь нужно другое. Хорошее доказательство в пользу перцептивного научения могут представить эксперименты, в которых обеспечивалось бы получение специфического опыта с помощью особых стимулов. Как уже было сказано в гл. 3, для развития полной песни зяблика необходимо, чтобы птица, с одной стороны, прослушала ее в особый период своего раннего развития, а с другой — имела бы возможность практиковаться в исполнении этой песни на более поздней стадии развития. Первую фазу освоения песни, во время которой птица запоминает «образ» полной песни, можно рассматривать как перцептивное научение. Точно так же зебровые амадины, которые были воспитаны бронзовой амадиной и на которых они через несколько лет изоляции реагировали как на половых партнеров, дают нам хороший пример перцептивного научения.

В лаборатории Гибсона (Gibson) был проведен эксперимент, ставший уже классическим. Крысят содержали в клетках, на стенках которых были прикреплены различные металлические фигуры. Затем оценивалась способность крыс приближаться к одной из двух таких фигур, чтобы получить пищевое подкрепление. Авторы обнаружили, что крысы, ранее видевшие одну из таких фигур, значительно быстрее научались решать данную задачу, чем контрольные животные (Gibson, Walk, 1956; Gibson et al., 1959). Эти результаты сходны с данными Бейтсона (1964) о том, что цыплята гораздо легче запечатлевают

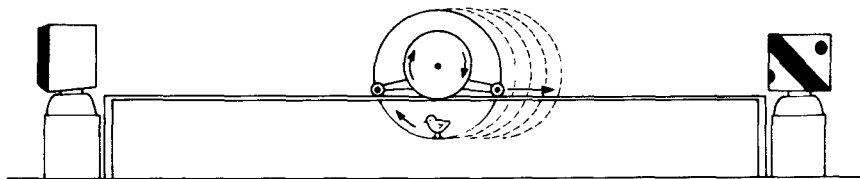


Рис. 20.8. Устройство, которое Бейтсон и Уэйнрайт (Bateson, Wainwright, 1972) использовали для анализа предпочтения цыплятами различных импринтирующих стимул-объектов. Когда цыпленок пытается приблизиться к одному из стимул-объектов, последний отодвигается от него (при помощи специального шестереночного механизма, который на рисунке не показан). Оказавшись в результате ближе к другому стимул-объекту, цыпленок изменяет свое предпочтение и пытается приблизиться к нему. Относительные величины предпочтения по отношению к каждому из стимулов можно измерить исходя из того, в каких гочках происходят смены предпочтения у цыпленка.

те объекты, с которыми они уже встречались в своем «домашнем» окружении. Все это свидетельствует о большой роли перцептивного научения в процессе импринтирования.

По всей вероятности, импринтинг также имеет отношение и к инструментальному научению. Если утятам на следующий день после вылупления показать игрушечный поезд, то позже их можно научить клевать столбики, если сразу после клевания мимо них будет пробегать эта игрушка (Hoffman et al., 1966). Если утятам показывать поезд на более поздних стадиях их развития, то они уже не могут научиться выполнять этот тест. Бейтсон и Риз (Bateson, Reese, 1969) обнаружили, что утята криквы и цыплята могут научиться нажимать на педаль, чтобы вызвать включение мелькающего света (к которому у них не было предварительного импринтирования), если такое обучение проводить в период, чувствительный к импринтированию. Таким образом, представляется вероятным, что цыпленок научается воспринимать свою мать посредством перцептивного научения, а с помощью инструментального обусловливания он научается тем реакциям, которые приводят его к ней (см. Hinde, 1974). Бейтсон и Уэйнрайт (Bateson, Wainwright, 1972) показали, что по мере ознакомления цыпленка с заимпринтированным стимулом он начинает предпочитать слегка отличающиеся от него стимулы. Авторы тестировали цыплят в аппарате, показанном на рис. 20.8. С помощью такого аппарата можно количественно оценить, насколько

цыпленок предпочитает знакомые стимулы незнакомым. Оказалось, что по мере усиления знакомства цыпленка с импринтирующим стимулом у него развивается возрастающее по силе предпочтение к другим, слегка отличающимся от него стимулам. Авторы высказали предположение, что в естественных условиях обитания такая тенденция имеет весьма существенное значение в ознакомлении цыпленка с различными аспектами матери. Способность узнавать родителей «со всех точек зрения» развивается только после того, как птенец построит комплексную картину из всех сенсорных характеристик своего родителя (Bateson, 1973).

Как уже указывалось в гл. 17, для некоторых типов научения подкрепление не всегда бывает обязательно, однако с помощью подкрепления такое научение может быть модифицировано. Более того, животные способны выполнять даже инструментальные поведенческие навыки, чтобы получить подкрепление в форме песни своего биологического вида или образа полового партнера. Роль подкрепления при импринтировании как раз и относится к этой категории, и поэтому утверждение, что импринтинг – это особая форма научения, не может получить должной поддержки. В гл. 18 уже указывалось, что с функциональной точки зрения импринтинг можно классифицировать как вид *предпрограммированного* научения. Однако этот термин также приложим и ко многим другим аспектам научения, например научению пению, научению узнавать место и, наконец, латент-

ному научению. Те особенности импринтинга, благодаря которым он когда-то казался отличающимся от других форм научения, при последующих исследованиях оказались совсем несущественными – отчасти вследствие того, что изменились наши представления о сущности научения.

20.7. Функциональные аспекты импринтинга

Лоренц (Lorenz, 1935) полагал, что импринтинг имеет важное значение для опознавания особей своего вида, однако в позднейших исследованиях было показано, что он не играет в этом существенной роли. Птицы, принадлежащие к видам, у которых очень четко проявляется феномен импринтинга, тем не менее могут адекватно взаимодействовать с себе подобными, даже если у них не было соответствующего опыта (Schutz, 1965; Immelmann, 1969; Gottlieb, 1971). Таким образом, хотя импринтирование и может быть альтернативой врожденному распознаванию животных особей своего вида, тем не менее не исключено, что импринтинг имеет другое функциональное значение.

С эволюционной точки зрения часто представляется весьма важным, что спариваться могут только особи одного и того же вида, а родители – выращивать только свое собственное потомство. Как правило, импринтирование свойственно животным тех видов, для которых привязанность к родителям, а также к семейной группе или к особи противоположного пола составляет важный аспект их социальной организации. Например, в стаде коз или овец всегда может произойти такой случай, когда козленок или ягненок потеряет контакт с матерью и присоединится к другим самкам. Очень скоро после родов коза начинает облизывать своего козленка и таким образом метит его. И именно после родов у нее наблюдается особая чувствительность к запаху козленка, которая примерно через час уже исчезает. В течение этого периода козе достаточно пятиминутного контакта с каким-либо козленком, чтобы он воспринимался ею как собственный. Если же

такого контакта не произойдет, мать не подпустит козленка к вымени (Klopfer, Gamble, 1966). Точно так же, если что-либо нарушит жизнь колонии чаек, птенцы могут остаться без родителей и будут прятаться под ближайшими растениями. Вернувшись, родители начинают звать своих спрятавшихся птенцов, но при этом некоторые птенцы могут оказаться вне территории родителей. У птенцов многих чаек развита специфическая способность распознавать призывные сигналы своих родителей, а у родителей – сигналы своих птенцов. Эти призывные сигналы, которые они осваивают на определенной стадии развития, используются птицами после их временного разъединения и помогают им сохранить целостность семейной группы (Beer, 1970).

Чувствительный период для полового импринтинга у гусей и уток точно соответствует периоду родительской заботы у этих птиц; у гусей он более длительный, чем у уток. Обычно птенцы способны к импринтированию до тех пор, пока они являются членами семейной группы. Как правило, чувствительный период заканчивается к тому времени, когда у молодых возникает возможность встреч и общения с птицами не только своей семьи. Бейтсон (1979) полагает, что половой импринтинг имеет гораздо большее значение для распознавания членов своей семьи, чем для распознавания особей своего вида. По его мнению, половой импринтинг дает возможность животному ознакомиться и запомнить особенности своих близких родственников, а впоследствии выбрать такого полового партнера, который будет лишь слегка (но не очень сильно) отличаться от его родителей и семейных братьев. Это, по-видимому, дает возможность животному осуществить компромисс между преимуществами, которые он получает от близкородственного и неродственного спариваний. Обычно считают, что преимущества неродственного спаривания заключаются в том, что оно повышает полезную генотипическую изменчивость и снижает потенциал летальных рецессивных генов. Ценность этих предположений достаточно спорна (см. Maynard Smith, 1978a), тем не менее тот факт,

что неродственное спаривание дает некоторые преимущества при отборе признается многими исследователями (Bischof, 1975). Однако существует мнение и о преимуществах близкородственного спаривания, потому что такое спаривание поддерживает целостность коадаптивных комплексов генов. Чтобы выбрать какое-то равновесие между этими противоположными давлениями отбора, животное должно найти полового партнера, который был бы ему в какой-то степени родственником — например на уровне двоюродного родства. Но каким образом такого родственника можно распознать?

Бейтсон (1979) полагает, что для того, чтобы птица могла распознать своего родственника, она должна научиться узнавать своих семейных собратьев не сразу после рождения, а только тогда, когда они приобретут признаки молодого животного, и это обеспечит надежное опознавание их облика, когда они станут взрослыми. На рис. 20.9 представлены примеры изменения с возрастом внешнего облика утенка кряквы, цыпленка японского перепела и цыпленка домашней курицы; скорость изменения экстерьера у разных видов этих птиц различна. Период полового импринтирования у кряквы начинается примерно на четвертой неделе жизни утенка и продолжается около месяца (Schutz, 1965); он совпадает со временем, когда утенки начинают принимать облик взрослого животного. У перепела половое импринтирование происходит в первые несколько недель после вылупления (Gallagher, 1977), и через три недели оперение цыпленка становится таким же, как у взрослого (см. рис. 20.9). Напротив, у цыпленка домашней курицы взрослое оперение появляется намного позже, и чувствительный период для полового импринтирования продолжается у него от пятой до шестой недели жизни (Vidal, 1976).

Бейтсон (1979) полагает, что начало полового импринтирования связано по времени с развитием у птицы взрослого оперения, благодаря чему создается хорошая возможность ознакомиться с внешним обликом семейных собратьев. В своих экспериментах Бейтсон (1980) обнару-

жил, что японские перепела предпочитают спариваться с теми птицами, которые по окраске оперения очень мало отличаются от их родителей. Если воспитанным в группе коричневым самцам предоставляется выбор партнерш из коричневых и мутантных белых самок, то они, как правило, стараются спариваться с коричневыми самками. Однако если можно было выбрать между чужой коричневой самкой и знакомой самкой, с которой они вместе воспитывались, самцы предпочитали чужую. Точно так же существуют определенные данные о том, что особи малого лебедя (*Cygnus columbianus bewickii*) стараются не спариваться с близкими родственниками. Эти лебеди различают характерный рисунок на клюве лебедя (рис. 20.10), и у членов одной и той же семьи эти черты, как правило, очень похожи. У спаривающихся партнеров характерные рисунки на клювах различаются гораздо больше, чем это можно было бы объяснить простой случайностью (Bateson et al., 1980); по-видимому, молодые птицы избегают близкородственного скрещивания, выбирая таких половых партнеров, которые по рисунку на клюве отличаются от своих семейных собратьев.

Некоторые исследователи (Westermarck, 1891) высказывали предположение, что люди стараются выбирать себе таких супругов, которые были бы с социальной, психологической и физической точек зрения похожими на них самих (Lewis, 1975; см. также разд. 8.4). Вместе с тем существуют определенные данные, свидетельствующие и о том, что если будущие супруги проводят вместе свое раннее детство, то брак их оказывается неблагоприятным. Результаты исследования тайваньских браков по договоренности (arranged marriages) (Wolf, 1966; 1970) и израильских киббуцев (kibbutzim) (Shepher, 1971) показали, что у людей, которые воспитывались в детстве вместе, отсутствует половое влечение друг к другу. В тайваньских браках по договоренности невеста, еще будучи маленьким ребенком, удочеряется семьей своего будущего мужа. Во многих киббуцах дети с самого рождения растут и воспитываются в группах, состоящих из детей одного возраста. В

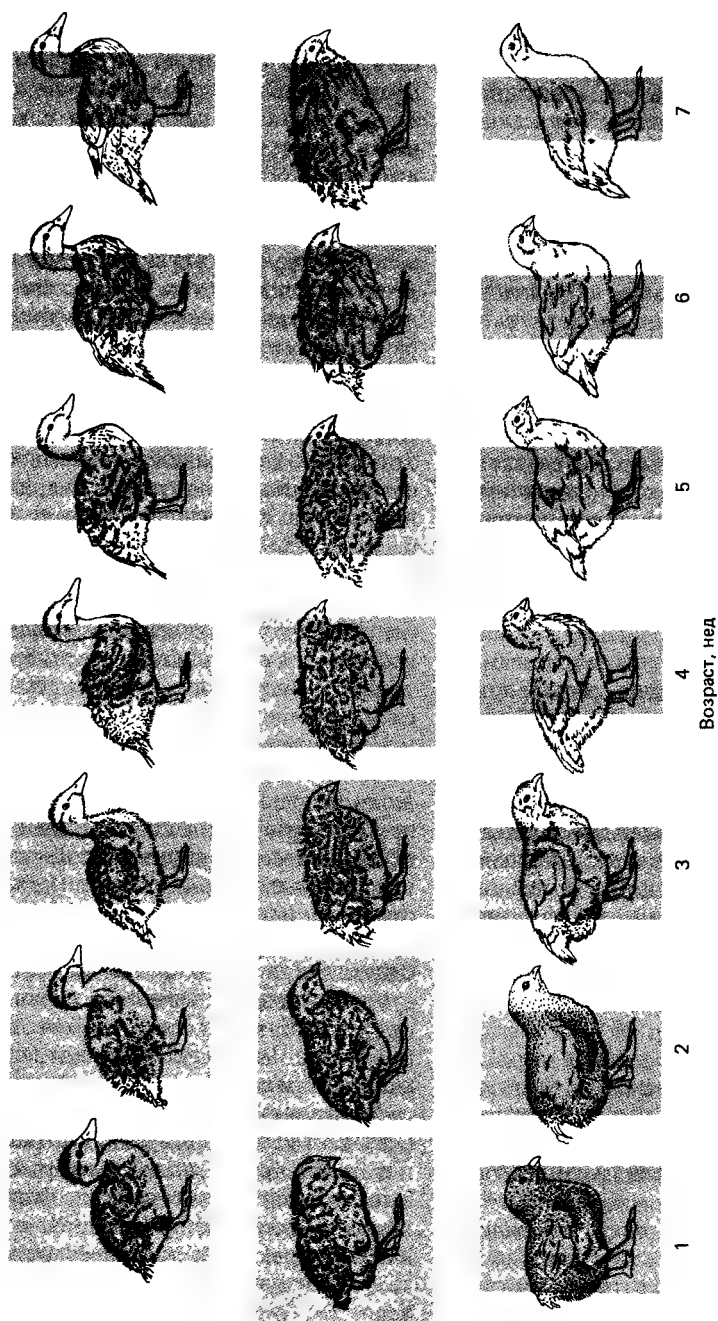


Рис. 20.9. Изменение внешнего вида с возрастом у птенца кряквы (*вверху*), птенца японского перепела (*в середине*) и цыпленка домашней курицы (*внизу*). Серая масштабная полоска, ширина которой соответствует 10 см, по мере увеличения возраста птенцов занимает все меньшее место на их изображениях; это даст нам возможность как бы увидеть каждую птицу глазами других птенцов того же выводка. (По Bateson, 1979.)

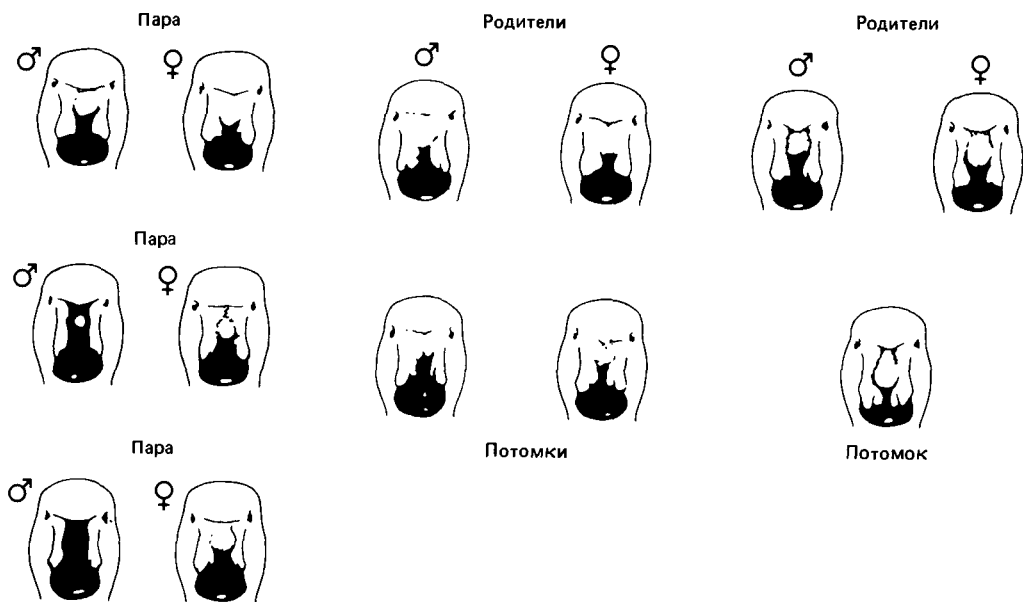


Рис. 20.10. Характерные рисунки на клювах у малого лебедя. Потомки обычно имеют сходство со своими родителями (*справа*); это дает основание предполагать, что характерный рисунок на клюве врожденная особенность птицы. Супружеские пары нередко отличаются по внешнему виду (*вверху*); отсюда можно заключить, что лебеди активно стремятся к неродственному спариванию. (Из Bateson, Lotwick, Scott, 1980.)

обоих этих случаях происходит определенное социальное давление на обязательное заключение браков, которые, однако, редко бывают благополучными. Хотя такие человеческие взаимоотношения ос-

ложнены социальными обычаями и табу, здесь можно видеть и существенные доказательства определенного биологического воздействия негативного импринтирования.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. В последние годы концепция инстинкта изменилась: мы теперь лучше понимаем, что все типы поведения представляют собой результат генетических и средовых взаимодействий.
2. Ранние этологи полагали, что распознавание сигнальных раздражителей требует особого механизма, который они называли врожденным пусковым механизмом. Это представление имеет много общего с концепцией селективного внимания.
3. Птенцы многих видов вскоре после вылупления проявляют привязанность к движущимся предметам. Этот процесс импринтирования происходит в течение особого чувствительного периода развития птиц.
4. Импринтинг может иметь отдаленные последствия, особенно сказывающиеся на половом поведении животных.
5. Раньше считалось, что импринтинг — это особая форма на-

учения. Однако он имеет много общего с обычным условно-рефлекторным научением.

6. Импринтинг может иметь важное значение для развития способности распознавать близких родственников, что предупреждает близкородственные спаривания.

Рекомендуемая литература

Bateson P. P. G. (1979). "How do sensitive periods arise and what are they for?" *Animal Behaviour*, **27**, 470 -486.

Gottlieb G., 1971. *Development of Species Identification in Birds*, Chicago University of Chicago Press.

Смещенная активность характеризуется явным несоответствием обстановке, в которой она реализуется. Например, во время ухаживания за самкой самец трехиглой колюшки может внезапно подплыть к гнезду и совершать действия, характерные для вентилирования гнезда (рис. 21.1). При нормальном ходе событий самец своим ухаживанием заманивает самку в гнездо, где она откладывает икру. Самец оплодотворяет эту икру и изгоняет самку со своей территории. Самец сам заботится об икре и охраняет ее от хищников. В его родительские обязанности входит вентилирование гнезда для удаления из него конечных продуктов обмена и снабжения водой, богатой кислородом.

Порой самец начинает ухаживать за второй самкой, которая откладывает икру в это же гнездо. Таким образом, когда самец ухаживает за самкой, в его гнезде уже может быть икра, и поэтому вполне резонно, что он периодически навещает гнездо и вентилирует его. Однако икра бывает в гнезде далеко не всегда, и непонятно, почему самец прерывает ухаживание и вентилирует пустое гнездо. Такое поведение представляется неуместным по крайней мере с двух точек зрения. Во-первых, оно осуществляется в отсутствие нормального стимула, т.е. двуокиси углерода, выделяющейся в результате дыхания яиц. Во-вторых, это поведение не выполняет своей нормальной функции вентилирования икры, и совершенно непонятно, какой другой смысл может иметь эта деятельность рыбки.

Такая явно бессмысленная активность встречается у животных достаточно часто, и поэтому ранние этологи буквально ломали головы над разгадкой ее смысла.

И сейчас исследователи поведения продолжают мучиться над этой проблемой. В настоящей главе мы проанализируем различные точки зрения на природу смещенного поведения — той области этологии, к изучению которой имеет непосредственное отношение и автор этой книги. Здесь как бы представлен своеобразный исторический очерк, из которого видно, как менялись взгляды ученых на механизмы поведения. И наконец, анализ смещенной активности способствовал развитию нашего понимания основ коммуникации животных — ритуализованного поведения, сформировавшегося в процессе эволюции.

21.1. Причина возникновения смещенной активности

Случаи *смещенной активности* были описаны еще ранними этологами (Huxley, 1914; Makkink, 1936; Kortlandt, 1940; Tinbergen, 1940). Впервые этот термин использовали Эдвард Армстронг (Armstrong, 1947), а также Нико Тинберген и Ян ван Йерсел (Tinbergen, van Iersel, 1947). Тинберген (1952) отмечает следующие особенности смещенной активности:

«По своему внешнему проявлению смещенная активность напоминает видоспецифические комплексы действий животного или кажется производной от них».

«Эти движения представляются абсолютно неуместными, поскольку они полностью выходят из контекста поведения, которое предшествует им или следует за ними».

«Смещенная активность, по-видимому, проявляется в том случае, когда активированный драйв (специфическая для данного действия энергия) почему-либо не может разрядиться в виде соответствующего консумматорного акта (актов)».

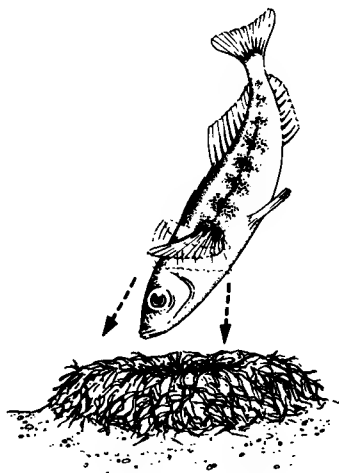


Рис. 21.1. Самец трехиглой колюшки вентилирует свое гнездо.

На рис. 21.2 показано несколько классических примеров смещенной активности.

Кортланд (Kortland, 1940) и Тинберген (Tinbergen, 1940) высказали предположение о природе смещенной активности, которое вытекает из представления о том, что каждый инстинкт обладает своей собственной энергией, специфической для данного инстинктивного действия (*"action-specific energy"*). Кортланд различает *автохтонное* поведение, которое использует свою специфическую энергию (*drive*), и *аллохтонное* — использующее энергию, предназначенную для других действий. С этой точки зрения смещенная активность рассматривалась как аллохтонная. Тинберген (Tinbergen, 1952) считает, что «смещенная активность — это выходное отверстие, через которое может выразить себя в действии чем-то сдерживаемая специфическая энергия (*the thwarted drive*). Эта концепция обозначалась словом *Übersprung* — перескок, или *sparking-over* — перепрогревание (переброска пламени).

Тинберген (Tinbergen, 1951) отмечал, что смещенная активность проявляется в том случае, когда «налицо избыточная мотивация, а нормальные пути для ее удовлетворения каким-то образом заблокированы». Он отождествлял причину такого блока с конфликтом двух предельно

активированных антагонистических энергий или с высокой мотивацией, которая возникает в ситуации, где отсутствуют внешние стимулы, необходимые для реализации соответствующего консумматорного поведения. Конфликт между двумя источниками антагонистических энергий можно увидеть в ситуации, когда животные находятся на границе своих территориальных участков и защищают их. Так, например, самцы колюшки, встретившись на границе своих территорий, сразу принимают позы с опущенными вниз головами (рис. 21.3). Тинберген (Tinbergen, 1951) отождествляет эту позу с позой копательного поведения, которым начинается строительство гнезда:

«Удивительно, что смещенная активность часто проявляется в таких ситуациях, когда специфические энергии защитного поведения и поведения избегания бывают активированы одновременно. В пределах своей территории самец неизменно атакует любого чужого самца. За ее пределами тот же самец не нападает на чужака, а напротив, уплывает от него. В промежуточной ситуации, т.е. на границе двух территорий, самцы-хозяева выполняют смещенные действия. Напрашивающийся отсюда естественный вывод о том, что смещенная активность в этой ситуации представляет собой «выходное отверстие» для конфликтующих энергий атаки и бегства (которые, естественно, одновременно не могут разрядиться самостоятельно, поскольку их моторные комплексы антагонистичны), был проверен в эксперименте (Tinbergen, 1940). Самцу колюшки на его территории показывали красную модель, на которую, конечно, он тут же нападал. Эксперимент был спланирован таким образом, что модель не «обращалась в бегство», а «оказывала сопротивление», ударяя атакующего самца. Если эта «контратака» выполнялась достаточно энергично, самец мог потерпеть поражение на своей собственной территории. Он уплывал от модели и прятался среди растений. Если после этого модель неподвижно находилась на территории самца, то постепенно она стимулировала у него специфическую энергию защиты. Однако тенденция к бегству со временем уменьшалась. Постепенно бойцовская энергия пересиливала тенденцию к бегству, и через несколько минут самец уже снова начинал атаковать модель. Но непосредственно перед атакой самец выполнял смещенные копательные действия. Таким образом, этот эксперимент показывал, что смещенное копанье происходит именно тогда,

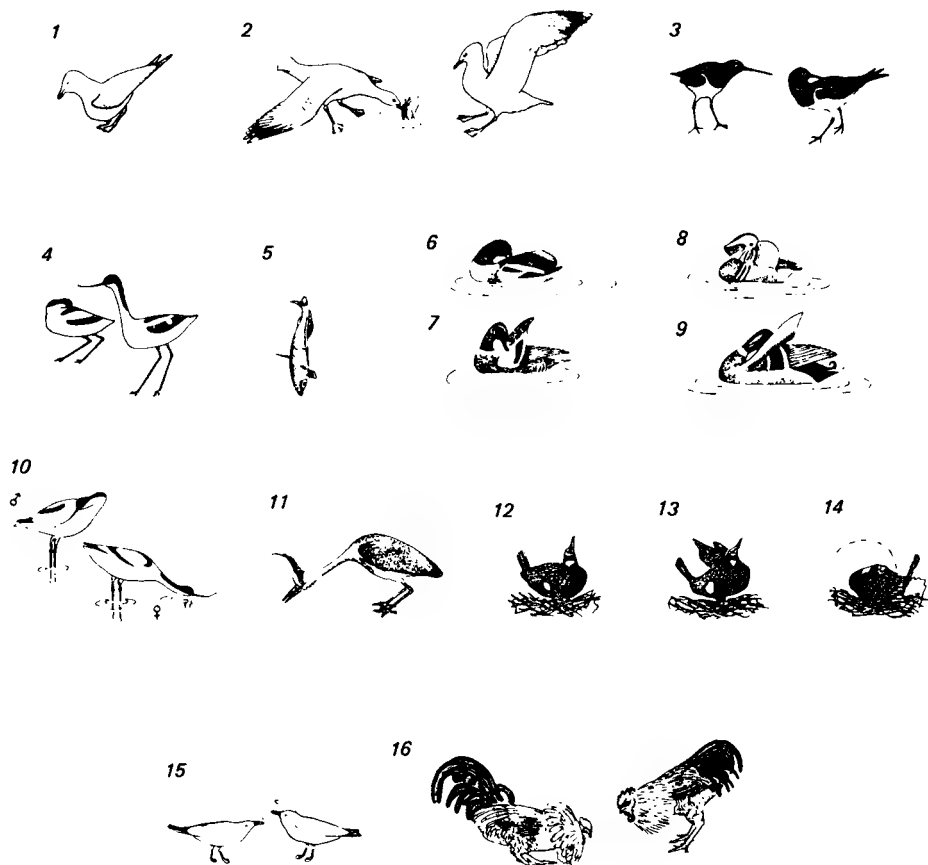


Рис. 21.2. Примеры смещенной активности. 1 смещенное гнездовое поведение во время агрессивных взаимодействий у серебристой чайки; 2 смещенная реакция выдергивания травы (гнездостроительное поведение) во время территориального спора; 3 смещенная активность в виде сна во время драки между устричниками; 4 то же у шилокловок; 5 смещенная реакция копания песка (гнездостроительное поведение) у самца трехпалой колюшки во время территориального спора; 6 смещенная реакция чистки перьев у пеганки во время ухаживания; 7 та же реакция у чирка-трескунка; 8 то же у мандаринки; 9 то же у краквы; 10 то же у шилокловки; 11 смещенная реакция схватывания корма во время ухаживания у европейской голубой цапли; 12, 13 и 14 смещенное половое поведение европейского баклана во время агрессивных взаимодействий; 15 смещенное выпрашивание пищи во время ухаживания у серебристой чайки; 16 смещенное пищевое поведение во время драки у домашних петухов. (Из Tinbergen, 1951.)

когда две смещенные энергии описываемых действий достигают полного равновесия. Представляется весьма вероятным, что именно так следует объяснить природу смещенной активности, проявляющейся у самца во время защиты собственной территории».

В настоящее время достаточно убедительно показано, что смещенная активность проявляется обычно в точке равновесия между двумя различными мотивационными тенденциями. Заметим, что

само по себе это не является доказательством возникновения смещенной активности при избыточной мотивационной энергии. Однако, как мы увидим дальше, существуют и другие объяснения.

При обзорном анализе полевых исследований (например, Tinbergen, 1952; Vastock et al., 1953) было обнаружено, что смещенная активность проявляется, как правило, в трех различных ситуациях: 1) при физическом сдерживании аппетитив-



Рис. 21.3. Поза угрозы у самца трехиглой колюшки, которая сформировалась на основе реакции копания песка, предшествующей постройке гнезда.

ного (подготовительного) поведения; 2) при сдерживании консумматорного (завершающего) поведения в результате удаления его объекта или цели и 3) при одновременной активации несовместимых тенденций. Эти наблюдения были подтверждены и в лабораторных исследованиях (например, McFarland, 1965). Общим для всех этих ситуаций представляется тот факт, что текущее поведение не может проявиться. Оно сдерживается либо физической преградой, либо недоступностью ожидаемого результата поведения, либо несовместимой активностью.

В соответствии со своим классическим объяснением природы смещенной активности этологи считают, что эта активность аллохтонна, т.е. что она возникает не под действием своей специфической энергии, а в результате «разлива», или «перевоспламенения» энергии, сдерживаемой какими-либо причинами. Тинберген (Tinbergen, 1951) подразумевал также, что смещенная активность может облегчать напряжение и действовать как отдушину для выхода нервной энергии. По-видимому, такая точка зрения основана на интуитивных представлениях. Все мы неоднократно переживали субъективные ощущения напряжения, возникающие в определенных ситуациях, и можем предположить, что нервное манипулирование си-

гаретами или какими-либо всяческими украшениями ослабляет это напряжение. Тинберген (Tinbergen, 1951) относил такой тип человеческого поведения к смещенной активности:

«Другое явление, которое подразумевает наличие инстинктивной организации у человека, в основе своей напоминающей аналогичную организацию животных,—это смещенная активность. И у человека это совсем не редкое явление. Ее не так легко распознать, как у животных, поскольку у человека такие приобретенные моторные комплексы, как, например, зажигание сигареты, перебирание ключей, манипулирование носовым платком и т.д., зачастую носят характер смещенной активности. Вместе с тем у человека в качестве отдушины могут выступать и врожденные комплексы. Нередко наблюдающееся у человека почесывание за ухом в конфликтных ситуациях почти наверняка имеет врожденную основу. Удивительно, как часто в конфликтных ситуациях проявляются действия, относящиеся к инстинкту комфорта (уход за кожей); женщины главным образом начинают приводить к порядок прически, хотя этого и не требуется, а мужчины бороды или усы; и делалось это не только в те дни, когда мужчины их носили, но проявляется и теперь — в нашу «чисто выбритую эпоху».

Ранние этологи гордились тем, что они проводят объективное исследование поведения (например, Tinbergen, 1942), и конечно жаль, что они позволяли себе преграждения субъективно спекулировать по поводу смещенной активности. Как мы увидим дальше, эта ситуация совсем не так проста, как они думали.

Первые сомнения по поводу классической интерпретации смещенной активности возникли после того, как было обнаружено, что ее нельзя считать полностью аллохтонной. Так, например, индюки в самом разгаре боя могут вдруг внезапно прекратить его и начать демонстрацию смещенных действий: поедать пищу или пить воду (Raber, 1948). Какая именно смещенная активность проявится, зависит от того, что доступно птицам в данный момент: пища или вода. Эндрю (Andrew, 1956b) предположил, что смещенное поведение чистки перьев у выюрьков регулируется периферическими стимулами, которые в норме вызывают адекватные действия по чистке оперения. Он показал,

что чистка перьев легко подавляется другими видами активности, и это дало ему основание утверждать, что стимулы, вызывающие у птиц чистку перьев, постоянно поступают из внешней среды. Эндрю полагал, что в конфликтных ситуациях, когда полностью не может проявиться ни один из конкурирующих видов активности, давление на поведение чистки перьев ослабевает до такой степени, что появляется возможность этому поведению проявиться в виде смещенной активности.

В основу этой теории *растормаживания*, объясняющей природу смещенной активности, были положены данные, полученные главным образом при изучении поведения гнездящихся крачек (van Iersel, Bol, 1958). Когда у птиц возникал конфликт между стремлением остаться в гнезде и стремлением к бегству, они часто начинали «предаваться наслаждению» — смещенным действиям по чистке оперения. Ван Йерсел и Бол обнаружили, что такие смещенные действия продолжались более длительное время после дождя, т. е. именно тогда, когда в норме влажное оперение должно было бы служить стимулом для адекватных действий. Авторы пришли к заключению, что равновесие между двумя конфликтующими специфическими энергиями снижает их тормозящее воздействие на третий энергетический очаг, который поэтому получает возможность проявиться в форме открытого поведения. Подобным образом результаты по изучению смещенной активности — вентилирования гнезда у колюшки — показали, что эта активность проявляется именно тогда, когда оказываются в равновесии агрессивные и половые стремления (Sevenster, 1961). Смещенную активность можно было вызвать гораздо легче, если имитировали наличие в гнезде развивающихся икринок путем орошения гнезда водой, в которой была растворена двуокись углерода.

Роуэлл (Rowell, 1961) исследовал на зябликах конфликтную ситуацию, возникающую при выборе этими птицами поведения приближения или поведения избегания. Такая ситуация создавалась двумя способами. В первом случае он показывал птицам чучело совы, к которому с криком

приближались птицы, а во втором — пугал голодных птиц тем, что подавал внутри их кормушек вспышки света. В клетках, где проводились эти эксперименты, находились ряды жердочек, и экспериментатор мог определить, на какой именно жердочке стремления птицы двигаться вперед или, напротив, отступать находились в равновесии (рис. 21.4). Роуэллу удалось показать, что смещенное поведение чистки перьев и осушения клюва проявляется именно в точке этого равновесия и что на такие смещенные действия оказывают регулирующее влияние нормальные причинные факторы. Так, например, смещенное поведение чистки перьев наиболее отчетливо проявлялось именно тогда, когда птицу обливали смесью сажи и воды. По мнению Роуэлла, для возникновения смещенной активности необходимо, чтобы выполнялись три условия: 1) должно возникнуть состояние равновесия между двумя конкурирующими стремлениями животного или соответственно между двумя конкурирующими очагами специфической энергии; 2) такое равновесие должно продолжаться достаточно долго, чтобы смещенная активность могла проявиться; 3) необходимо наличие адекватных внешних раздражителей, вызывающих выполнение нормальных (а не смещенных) действий.

Позднее было показано (McFarland, 1965), что наличие мотивационного конфликта не является непременным условием возникновения смещенной активности. В опытах на египетских горлицах, которым не давали воды, автор обнаружил, что в ситуациях выбора между стремлениями приблизиться к чему-либо или отступить у них проявляется смещенная активность, выражающаяся в виде клевания и чистки перьев, аналогичная той, что наблюдал Роуэлл. Вместе с тем смещенная активность проявлялась у птиц и тогда, когда на привычном пути к поилке ставилась стеклянная преграда или когда испытывающие жажду птицы, подойдя к поилке, не находили в ней воды. Смещенное клевание усиливалось, если птицы испытывали небольшой голод или на полу клетки обнаруживали зерна. Более того, горлицы, которые были нау-

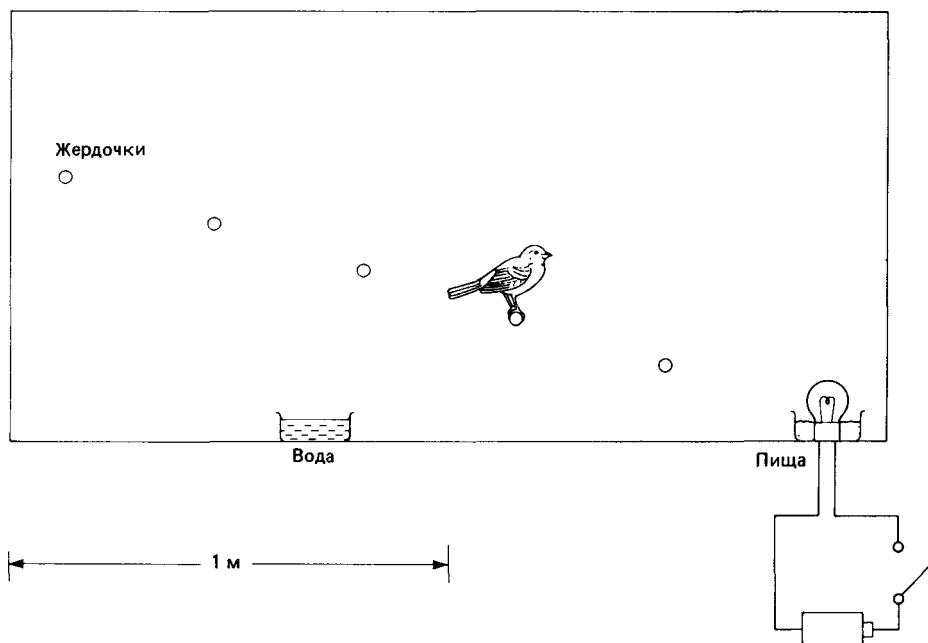


Рис. 21.4. Экспериментальная установка для создания конфликта «приближение-избегание» у зяблика. Когда птица приближается к пище, переключая с жердочки на жердочку, экспериментатор включает находящуюся в кормушке лампочку, что вызывает у зяблика слабую тенденцию к избеганию.

чены клевать освещенный диск, чтобы получить пищевое подкрепление, в ситуациях, где они испытывали жажду, но им препятствовали получить воду, выполняли это заученное пищедобывательное поведение как смещенную активность. Таким образом, по своей природе смещенная активность не всегда бывает врожденной.

Эта первоначальная теория растормаживания, которую разрабатывали Эндрю (Andrew, 1956b), ван Йерсел и Бол (van Iersel, Bol, 1958), Роуэлл (Rowell, 1961) и Севенстер (Sevenster, 1961), согласуется с классической теорией избыточности специфической энергии в том пункте, где утверждается, что в конфликтных ситуациях смещенная активность проявляется в точках равновесия конфликтующих начал. Вместе с тем эта теория радикально отличается от классической тем, что признает необходимость мотивации для смещенной активности. Вместо того чтобы быть разрядкой избыточной энергии от другой активности, смещенная актив-

ность возникает в ответ на свои собственные стимулы, а это означает, что она автохтонна, а не аллохтонна. Значение мотивационного конфликта сводилось к достижению коротких периодов равновесия, или мотивационному тупику, во время которых и происходило растормаживание смещенной активности. Таким образом, последняя считалась активностью низкоприоритетной, которую можно было наблюдать лишь через «проломы», создаваемые в результате конфликтов между главными конкурирующими энергиями.

Эту раннюю версию теории растормаживания критиковали (McFarland, 1966b) за то, что она определялась в терминах специфических энергий, или нервных центров, была нечетко сформулирована и признавала смещенную активность только в случаях мотивационного конфликта. Маргарет Басток и др. (Bastock et al., 1953) отмечали, что смещенная активность может проявиться как в ситуации конфликта, так и в случае, когда что-либо пре-

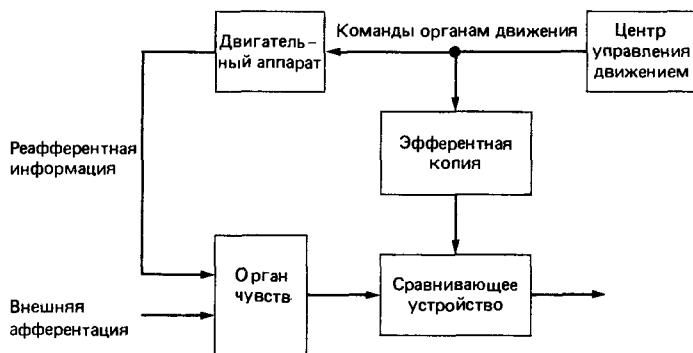


Рис. 21.5. Схема рефферентной системы.

пятствует проявлению нормальной активности. Эти авторы высказали также предположение, что общим фактором во всех ситуациях, где наблюдается смещенная активность, может быть отсутствие определенного рода отрицательной обратной связи.

21.2. Внимание и смещенная активность

Басток и др. (Bastock et al., 1953) высказали основную суть принципа рефферентации (см. гл. 14). По их предположению, в самом начале любой активности в мозговом центре этой активности возникает копия ожидаемых в норме стимулов. Отсутствие сенсорной обратной связи (т.е. подтверждения ожидаемого) приводит к аккумуляции нервной энергии, которая и может вызывать смещенную активность. Я принял эту основную идею, заменив аккумуляцию энергии на механизм растормаживания (McFarland, 1966b).

Обращало на себя внимание то обстоятельство, что различные активности помимо того, что они несовместимы в отношении моторики, несовместимы и в отношении внимания. Факты показывали, что животное не может одновременно следить за двумя различными комплексами раздражителей. Мною была высказана гипотеза, согласно которой внимание отчасти регулируется результативностью поведения. В ходе научения животное узнает, какого результата в данной ситуации можно ожидать, и эти ожидания в виде *эфферентной копии* (рис. 21.5)

сравниваются с реальным результатом поведения, достигнутым в данном случае. В условиях стабильной внешней среды ожидания животного бывают почти правильными, и сравнение с реальными результатами (при котором одно значение вычитается из другого) дает нулевое рассогласование. Но если почему-либо произойдет нарушение поведения, то возникает рассогласование, которое отражается на обратной связи от результатов поведения, и это заставляет животное отключить внимание от тех стимулов, которые в это время регулируют его поведение.

Изменение результатов поведения может возникнуть как следствие физического препятствия на пути его реализации, как следствие конфликта с другой мотивационной системой или при неподтверждении ожидаемого результата. Все эти ситуации порождают смещенную активность и создают рассогласование, которое воспринимается через обратную связь (рис. 21.5), что и вызывает переключение внимания. Текущее поведение заканчивается, и включается какая-то другая (смещенная) активность. Однако у смещенной активности уже будет своя копия результата, и последствия этой активности обычно с ней не согласуются. Например, смещенное клевание у птиц обычно не приводит к поеданию пищи (McFarland, 1965). Смещенная активность проявляется в нетипичных ситуациях, которые так или иначе отличаются от того, что животное обычно ожидает от такого поведения. Поэтому его внимание вскоре вновь переключается на первоначальную активность. Именно так можно объяснить тот

факт, что смещенная активность, как правило, бывает незавершенной и более короткой по сравнению с обычными действиями.

Эта теория основана на представлении о том, что фрустрация отвлекает внимание и таким образом вызывает растормаживание поведения, которое и проявляется в виде смещенной активности. Как уже отмечалось в разд. 14.3, при исследовании у животных условного дифференцировочного поведения возник вопрос о существовании у них какого-то механизма, регулирующего внимание. Сазерленд (Sutherland, 1964) предположил, что животные, которые периодически во время научения не получали подкрепления, были лучше осведомлены об особенностях обстановки, чем животные, получавшие подкрепление постоянно. Поэтому у каждого такого частично подкреплявшегося животного угасание приобретенного опыта должно было протекать гораздо дольше (см. гл. 17), поскольку они обращали внимание на большее число особенностей обстановки, больше запоминали и в процессе угашения должны были больше забывать.

Я несколько расширил теорию Сазерленда и высказал предположение, что любое нарушение текущего поведения должно отвлекать внимание от стимулов, регулирующих это поведение. В моих экспериментах было показано, что горлицы, получавшие подкрепление не каждый раз, лучше осваивали дополнительные сигналы и чаще отвечали на новые стимулы, чем птицы, которые получали подкрепление постоянно. Такого рода неподкрепление — это одна из типичных ситуаций, в которых проявляется смещенная активность, и я высказал предположение, что механизм отвлечения внимания при фрустрации идентичен механизму растормаживания смещенной активности. Эту теорию подтверждают данные о том, что горлицы, у которых угасание простой реакции приближения протекает дольше всех (а следовательно, те, которые более внимательны к случайным стимулам), во время процедуры угашения больше времени заняты смещенной активностью.

21.3. Концепция растормаживания

Мы располагаем существенными данными в пользу того, что фрустрация отвлекает внимание животных (например, McFarland, 1966a; McFarland, McGonigle, 1967; McGonigle et al., 1967). Что же касается вопроса о том, что отвлечение внимания приводит к смещенной активности, то этот тезис менее обоснован. Проблема заключается в том, что очень трудно определить, что именно занимает животное в какой-то определенный и последующий моменты времени. Один из возможных путей разрешения этой проблемы заключается в разработке тестов на проявление растормаживания; при этом остается в стороне вопрос о том, приводит ли отвлечение внимания к растормаживанию активности. Как мы уже видели, феномен поведенческого растормаживания рассматривали (например, Andrew, 1956b; van Iersel, Bol, 1958; Rowell, 1961; Sevenster, 1961) как некое средство, с помощью которого поведение В могло временно проявиться в перерывах между эпизодами другой активности (А, В, А) или между конфликтующими активностями (А, В, С). Я предложил не концентрировать внимание на обстоятельствах конфликта или преодоления препятствий, которые приводят к смещенной активности, а рассмотреть вопрос о том, каким образом в норме одна активность может приходить на смену другой (McFarland, 1969a). Если активности А и В несовместимы, то проявление одной из них предотвращает проявление другой. Этологи (например, Hinde, 1966; 1970) используют термин *торможение* для обозначения именно этой связи. Так, если животное занято активностью А, но занималось бы активностью В, если бы А было невозможно, то, следовательно, активность В тормозится активностью А.

Как мы уже видели в гл. 15, сила стремлений к выполнению каких-либо действий зависит от комбинации внутренних и внешних причинных факторов. Предположим, что стремление к активности А вначале выше стремления к активности В, как это показано на рис. 21.6. Видно, что животное занято действиями А. Если тен-

денция В будет расти, а тенденция А оставаться на прежнем уровне, то тенденция В в конце концов станет сильнее тенденции А и можно будет ожидать, что животное сменит активность А на активность В. Более того, если бы тенденцией В можно было манипулировать таким образом, чтобы она стала выше тенденции А несколько раньше, то можно было бы ожидать, что животное изменит действие А на действие В в более ранние сроки. Это положение кажется тривиальным, но оно приводит к следующему операциональному определению конкуренции мотиваций: «Вызванное конкуренцией переключение на деле можно выявить только тогда, когда изменение уровня причинных факторов для второй по приоритету (second-in-priority) активности приведет к сдвигу во времени момента проявления этой активности» (McFarland, 1969a). Таким образом, это определение предусматривает, что системы, регулирующие действия А и В, конкурируют друг с другом; об этом будет говориться в гл. 25. Система, у которой стремление к действию выражено в большей степени, в этой конкуренции побеждает и реализуется в виде активности, которую мы наблюдаем. Это положение может выглядеть абсолютно очевидным, но оно имеет интересное приложение в ситуации, когда воздействия на причинные факторы второй по приоритету активности не меняют времени начала проявления соответствующего поведения.

Проявление второй по приоритету активности заторможено проявлением активности более высокого приоритета. Если это торможение снять, то расторможатся действия вторичного приоритета. В этом и заключается суть растормаживающей теории возникновения смещенной активности, которую мы обсуждаем в этой главе. Мак-Фарленд (McFarland, 1969a) следующим образом сформулировал операциональное определение *растормаживания*: «Время начала проявления расторможенной активности не зависит от уровня причинных факторов, вызывающих эту активность». Графически такую ситуацию можно представить так, как это сделано на рис. 21.6. На-

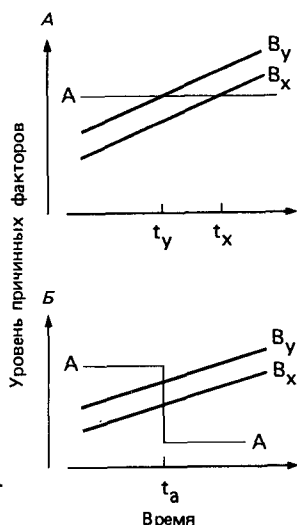


Рис. 21.6. А. Ситуация, в которой активность В вызывает прекращение активности А посредством конкуренции мотиваций. Б. Ситуация, в которой изменение активности А растормаживает активность В. График B_y соответствует более сильной тенденции осуществлять активность В, чем график B_x . При более сильной тенденции выполнять активность В эта активность возникает раньше, если поведение можно описать моделью А; если же поведение описывается моделью Б, то момент перехода к активности В не изменяется.

иболее важным моментом здесь является следующий: тенденция В не играет роли во внезапном изменении тенденции А, и поэтому сила тенденции В не определяет времени наступления активности В. Конечно, если тенденция В возрастет настолько, что станет больше тенденции А, то тогда проявятся соответствующие изменения в поведении. В этом случае активность В уже не будет расторможенной.

Здесь важно понять то обстоятельство, что все эти определения чисто операциональны и ничего не говорят о механизмах, которые могли бы вызвать растормаживание активности. Операциональные определения просто отождествляют те ситуации, в которых эмпирический тест дает особо четкий результат. Если такого результата нет, то, по определению, нет и этого явления. К сожалению, статус операциональных определений не всегда понимают правильно, и некоторые исследо-

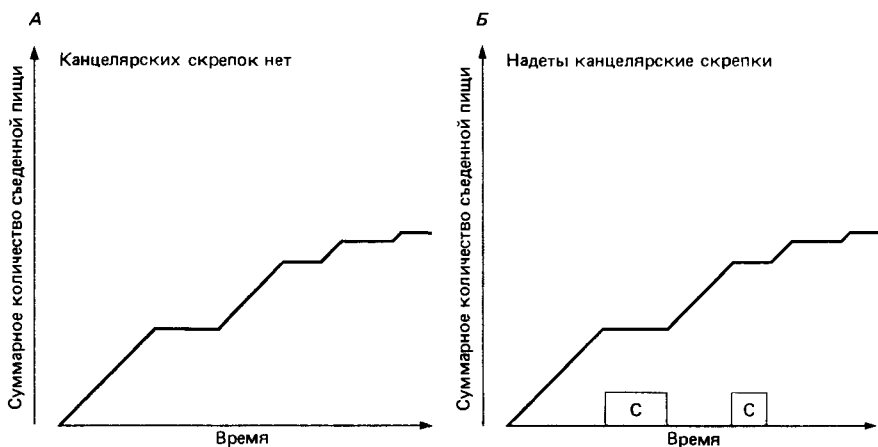


Рис. 21.7. Картина потребления пищи голодным голубем не изменяется, если на маховые перья первого порядка надеть канцелярские скрепки, хотя птица старается снять скрепки во время пауз при поедании пищи. (В правой части рисунка прямоугольниками с буквой «С» обозначены периоды времени, в течение которых птица пыталась освободить перья от скрепок. — Прим. перев.)

ватели считают, что обстоятельства, которые должны были вызвать какое-то явление, а на деле его не вызывают, тем самым сводят на нет всю концепцию растормаживания. Что касается аспекта мотивационной причастности к проблеме растормаживания, то этот вопрос все еще остается противоречивым (например, Roper, Crossland, 1982; Houston, 1982; McFarland, 1983). Однако операциональное определение растормаживания не может быть опровергнуто теоретическими доводами. Все, что оно может определить, это существует данное явление или нет и полезно ли данное определение.

Было показано (например, McFarland, L'Angellier, 1966; McFarland, 1970b; Halliday, Sweatman, 1976), что растормаживание имеет место в самых различных ситуациях. Так, голуби (*Streptopelia*) во время потребления пищи обычно на несколько секунд прекращают еду, а затем возобновляют ее снова. Если рядом находится вода, то во время этой паузы птицы могут пить, однако «расписание» пауз не зависит от наличия или отсутствия воды. Точно так же если голубю на маховые перья первого порядка надеть канцелярские скрепки, то во время указанных пауз птица будет пытаться снять их. Но и в этом случае на «расписание» пауз не будет влиять наличие или от-

сутствие скрепок (McFarland, 1970b). Блюдце с водой и канцелярские скрепки — это примеры стимулов, которые изменяют силу вторичных по приоритету активностей, т.е. соответственно питья и чистки перьев. Однако, как показано на рис. 21.7, манипулирование этими стимулами не оказывает влияния на время наступления этих активностей. В соответствии с операциональным определением растормаживания (о чем говорилось выше) эти активности являются расторможенными. Важный момент этого вывода состоит в том, что расторможенные действия могут быть выявлены в такой ситуации, где нет ни мотивационного конфликта, ни препятствий в проявлении текущего поведения. В результате повышается вероятность того, что расторможенные действия могут проявляться как часть обычной последовательности поведенческих реакций. Было обнаружено, что мотивационное растормаживание встречается у самых различных видов животных в последовательностях поведенческих реакций, включающих добывание пищи, питье, копуляцию и ухаживание. Такие примеры нельзя объяснить с точки зрения теории конфликта или фрустрации; они составляют часть обычной организации последовательностей поведенческих актов.

Впервые смещенную активность наблюдали в конфликтных ситуациях и в ситуациях, когда для выполнения адекватных действий создавали различного рода препятствия. Позднее было показано, что их возникновение связано с растормаживанием. Это, однако, не означает, что такая активность может встречаться только в конфликтных ситуациях или в результате фрустрации. Ранние этологи не могли обнаружить расторможенные действия в обычных последовательностях поведенческих реакций. В самом деле расторможенную активность невозможно обнаружить путем одних лишь наблюдений за поведением животного. Только в эксперименте исследователь в состоянии различить смещенные и адекватные действия. Как мы увидим в гл. 25, для подтверждения гипотезы растормаживания могут быть использованы различные методы. Все они так или иначе основаны на экспериментальных манипуляциях, и все они обязательно должны учитывать те особенности, на которых основано операциональное определение растормаживания.

Каково же будет теперь наше заключение относительно смещенной активности? Может быть это просто отдельные случаи расторможенной деятельности, которая проявляется в ситуациях конфликта или фрустрации? Или же это – особые действия, которые уменьшают напряжение или облегчают фрустрацию животного? Эти вопросы остаются нерешенными. Однако история изучения смещенной активности показывает, насколько изменилось мышление исследователей со времен ранних этологов.

21.4. Функциональные аспекты смещенной активности

Первоначально смещенную активность рассматривали как функционально неадекватную и аллохтонную (вызванную специфической энергией, не относящейся к делу). Обычно кажется, что поведение животного приводит к достижению цели, которая имеет очевидный биологический смысл. Поведение, которое не имеет очевидной цели, может показаться функционально неадекватным. Например, мы

можем сказать, что целью пищевого поведения является поглощение пищи. Однако для смещенной пищевой активности у птиц характерно то обстоятельство, что они берут пищу в клюв, и затем роняют ее, а не проглатывают. Таким образом, смещенная пищевая активность будет казаться функционально неуместной, поскольку это пищевое поведение не выполняет своей нормальной функции. Однако может быть и так, что смещенная активность выполняет некоторые другие функции, например уменьшает мотивационное напряжение или облегчает коммуникацию с другими животными.

Смещенная активность часто наблюдается при половых или агрессивных столкновениях, где, вероятнее всего, возникают мотивационные конфликты. Поскольку смещенная активность обычно имеет место в точке равновесия конфликтной ситуации, она, возможно, несет определенную информацию для другого участника столкновения. Например, мы уже видели, что у самца трехиглой колюшки начинают проявляться приступы смещенных копательных движений, когда он сталкивается с соперником вблизи границы своей территории, где тенденции нападения и избегания выравнены. Вполне возможно, что колюшки могли бы научиться узнавать территориальные границы по смещенному копанию, которое производят их соседи. В ситуациях, где такой тип коммуникации оказывается полезным, естественный отбор стремится сделать это поведение более эффективным и надежным в качестве источника информации. Эволюционный процесс, благодаря которому это происходит, носит название *ритуализации*.

Ритуализация – это эволюционный процесс, благодаря которому определенные комплексы поведения модифицируются таким образом, чтобы осуществлять коммуникативную функцию. Эта концепция была намечена еще Джулианом Хаксли (Julian Huxley, 1923), однако развитие ее до полнокровной теории связано с именем Нико Тинбергена (Tinbergen, 1952). Данные, свидетельствующие о том, что ритуализация действительно возникла в ходе эволюции, были получены в сравни-

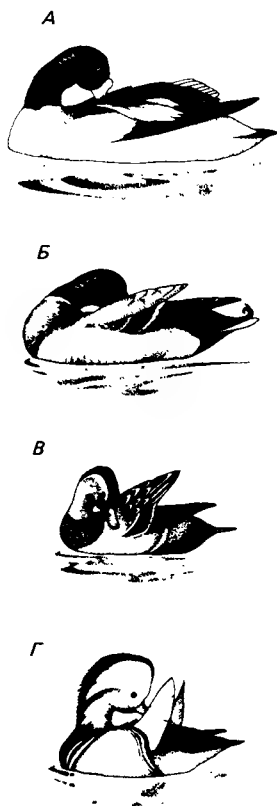


Рис. 21.8. Ритуализованная смещенная реакция чистки перьев. А. Пеганка (*Tadorna tadorna*). Б. Кряква (*Anas platyrhynchos*). В. Чирок-трескунок (*Anas querquedula*). Г. Мандаринка (*Aix galericulata*). (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

тельных исследованиях. Например, считается, что чистка клюва, которую выполняют самцы зебровых амадин (*Taeniopygia guttata*) во время ухаживания, представляя собой смещенные действия. Обычно птица чистит клюв после еды, но при ухаживании чистка клюва наблюдается в точке равновесия между противоборствующими тенденциями приближения и избегания. У близких видов *Lonchura punctulata* и *Lonchura striata* никакой чистки клюва во время ухаживания не наблюдается — у них самец совершает поклон и в таком положении с опущенной головой остается на несколько секунд. Сходство этого движения с движением при чистке клюва и ситуация, в которой оно встречается, дают основание предположить, что этот

поклон является ритуализованной формой чистки клюва.

В процессе ритуализации формы поведения претерпевают различные изменения. Зачастую они становятся стереотипными и неполными. Ритуализованное поведение чистки тела, например, чаще всего ограничивается чисткой определенных частей тела. Движения становятся незавершенными и порой превращаются просто в символические акты. В других случаях движения становятся как бы замороженными, превращаются в определенные позы. Например, угрожающая поза самца трехглой колюшки очень похожа на элемент его поведенческой реакции, когда он роет носом песок (см. рис. 21.3), и, вероятно, представляет собой ритуализованную форму смещенной активности рытья песка (Tinbergen, 1951).

Действия, интенсивность которых в норме бывает весьма вариабельной, приобретают фиксированную интенсивность (Morris, 1957), как только становятся ритуализованными. Например, когда черный дятел долбит дупло для гнезда, ритмика его действий весьма нерегулярна. Самцы также барабанил по сухому дереву, чтобы привлечь самок и отпугнуть других самцов. В этом случае барабанная дробь отличается высокой стереотипностью и четким ритмом. Во время выдалбливания дупла для гнезда дятел прилетает к входному отверстию дупла и начинает в очень медленном ритме долбить по его краю. Эта медленная дробь — сигнал для другой птицы, приглашающий ее прилететь и продолжить работу по выдалбливанию дупла. Здесь мы имеем дело с нормальной активностью (выдалбливание гнездовой камеры) и двумя формами ритуализованных движений (когда дятел барабанной дробью оповещает о том, что данная территория занята, или призывает к смене «рабочих»). Эти ритуализованные сигналы очень четко отличаются один от другого и от нормального поведения.

Для ритуализованного поведения зачастую необходимо развитие особых структур, или меток, которые усиливают демонстрационную картину, делая ее более выразительной и заметной. Лоренц (Lo-

genz, 1941) отмечал, что чистка перьев у разных видов уток – это общая черта их ритуала ухаживания. У обыкновенной пеганки (*Tadorna tadorna*) это, по-видимому, неритуализованная смещенная активность. Она очень напоминает нормальную чистку перьев и проявляется во время конфликта мотиваций. Кряква (*Anas platyrhynchos*) поднимает одно крыло и производит чистку перьев лишь в том месте, где они образуют яркоокрашенную отметину; таким образом, птица как бы выставляет на обозрение эти перья (рис. 21.8). Это поведение выглядит ритуализованным в двух отношениях: 1) оно ограничено определенным участком тела и 2) его выраженность усилена за счет особых выделяющихся меток, обнажаемых во время соответствующей демонстрационной реакции. У чирка-трескунка

(*Anas querquedula*) движения, связанные с чисткой перьев, еще менее завершенные и направлены на светло-голубые перышки, находящиеся на внешней стороне крыла. Такие движения не выполняют никакой функции, а просто имитируют ее. У мандаринок (*Aix galericulata*) чистка перьев во время ухаживания сильно ритуализована: клюв просто касается увеличенного ржаво-красного пера, которое поднимается вверх (рис. 21.8). Демонстрационные движения «чистки» как бы подчеркиваются хохолком, торчащим вдоль задней поверхности головы. При сравнении этих видов уток становятся заметными прогрессивная ритуализация оригинальных смещенных действий и пути превращения этого поведения в эффективный и выразительный сигналы.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Смещенная активность требует специального объяснения, поскольку создается впечатление, что она проявляется вне связи со своей нормальной мотивацией.
2. Каким-то образом животные отвлекаются от выполняемого поведения и совершают серии кажущихся неадекватными действий.
3. Для того чтобы это произошло, поведенческая реакция высшего приоритета должна «выключиться» и тем самым растормозить смещенную активность.
4. Существует предположение, что некоторые типы смещенной активности в процессе эволюции становятся ритуализованными и, таким образом, начинают осуществлять коммуникативную функцию.

Рекомендуемая литература

Timbergen N., 1951, 1965. The Study of Instinct, Oxford, Clarendon Press.

Ранние этологи добились больших успехов в понимании коммуникативных связей у животных. Чарлз Дарвин (Darwin, 1872) сделал важный шаг на этом пути, когда указал на роль, которую играют в коммуникации внешние выражения эмоций у животных. Однако, как ни странно, в течение многих лет этим вопросом никто не занимался. Конрад Лоренц (Lorenz, 1932, 1935) использовал термин *релизер* для обозначения «тех характерных реакций, проявляемых представителями данного вида животных, которые активируют существующие пусковые механизмы у особей этого вида и вызывают у них определенные последовательности комплексов инстинктивного поведения». Таким образом, Лоренц фактически заложил основы классической этологической теории коммуникации, которая получила дальнейшее развитие в трудах Нико Тинбергена (Tinbergen, 1951, 1953).

Различные специфические черты морфологии животного могут использоваться в ритуализованном поведении и действовать как сигнальные раздражители, в ответ на которые другие особи данного вида будут реагировать соответствующим образом. В случае социальных отношений эти сигнальные раздражители называют *социальными релизерами*. Например, Тинберген (Tinbergen, 1951) описывает, каким образом птенец серебристой чайки получает пищу от родителей. Когда родители, добыв корм, прилетают к гнезду, они начинают вызывать птенцов из укрытия. Птенец приближается к родителю и начинает клевать красное пятно на его клюве. Это заставляет родителя оторвать пищу, которую он затем собирает с земли и держит в кончике клюва (рис. 22.1).

Тинберген и др. (например, Tinbergen, 1949; Tinbergen, Perdeck, 1950) тщательно проанализировали характер стимулов, которые вызывают у серебристых чаек реакцию «выпрашивания» пищи. Используя ряд картонных моделей головы чайки, исследователи измеряли реактивность птенцов, которую выражали числом клеваний модели в течение определенного времени. Форму, окраску и расположение пятен на модели систематически изменяли (рис. 22.2). Эксперименты показали, что наибольшую реакцию вызывало предъявление моделей, которые располагались достаточно близко к земле, слегка двигались и обладали длинным, заостренным кончиком. Обычно птенцы нацеливаются на кончик клюва; реакция существенно усиливается, если на нем есть красное пятно, контрастно выделяющееся на общем фоне. Оказалось, что цвет клюва и головы не оказывает никакого влияния на реакцию выпрашивания пищи.

Красное пятно на клюве серебристой чайки обладает всеми свойствами сигнального раздражителя. С точки зрения классической этологии оно «спускает реакцию выпрашивания пищи» у птенца. Этот тип социального релизера авторы рассматривали как основу социальной коммуникации у птиц:

«Насколько позволяют судить наши современные знания, социальная кооперация, по-видимому, зависит главным образом от системы релизеров. Стремление животного подавать эти сигналы имеет врожденную основу, равно как и реактивность воспринимающего их. Релизеры, вероятно, всегда очень выразительны и относительно просты. Это очень важно, поскольку из других работ мы знаем, что стимулы, запускающие врожденное поведение, — это всегда простые сигнальные раздражители.



Рис. 22.1. Птенец серебристой чайки клюет красное пятно на клюве родителя. (Фотография Jim Shaffery.)

Создается впечатление, таким образом, будто структуры и элементы поведения, выполняющие функции релизеров, приспособлены для того, чтобы служить сигнальными раздражителями» (Tinbergen, 1953).

С точки зрения классических представлений считалось, что социальные релизеры являются специфическими для каждого биологического вида и развиваются как результат процесса ритуализации. Точно так же и их распознавание посредством врожденного пускового механизма считалось видовой характеристикой. Существовало представление, что коммуникационная система должна была развиваться таким образом, чтобы механизмы, которые посылают и воспринимают данный сигнал, были постоянно настроены друг на друга. В этой главе мы увидим, каким образом последующие исследования изменили это основное представление.

22.1. Ритуализация

В гл. 21 говорилось о том, что в процессе эволюции может происходить ритуализация смещенных действий и они, таким образом, начинают выполнять коммуникативную функцию. Однако не только смещенные действия, но и любые действия, которые являются потенциальным источником информации для других животных, могут превратиться в ритуализованные. Дарвин (1872) отмечал, что за-

щитные мимические реакции у млекопитающих играют определенную роль в их коммуникации. Оборонительные рефлексy, в том числе сужение глаз, прижатие ушей и вздыбливание волос на шее, призваны защитить органы чувств в момент опасности. Такие реакции служат источником информации для других животных, которые могут интерпретировать ее как сигналы страха или гнева. Таким образом, примитивные мимические реакции дают хороший материал для отбора действенной коммуникативной системы. Эффективность этих выразительных реакций может быть повышена за счет их преувеличения, сопровождения специфической вокализацией и при помощи характерных отличительных «меток», привлекающих внимание к морде или подчеркивающих изменения мимики животных. Отсутствие волос на значительной части лица человека привлекает внимание к главным его чертам, которые используются при коммуникации (рис. 22.3).

Дарвин заметил, что противоположные по значению сигналы зачастую передаются посредством выразительных реакций или поз, которые также противоположны по своему характеру. Мимические реакции человека, испытывающего удовольствие или гнев, осуществляются с помощью антагонистических комплексов мышц, а поза рассерженной собаки во многих отношениях противоположна позе дружелюбно настроенного животного (рис.

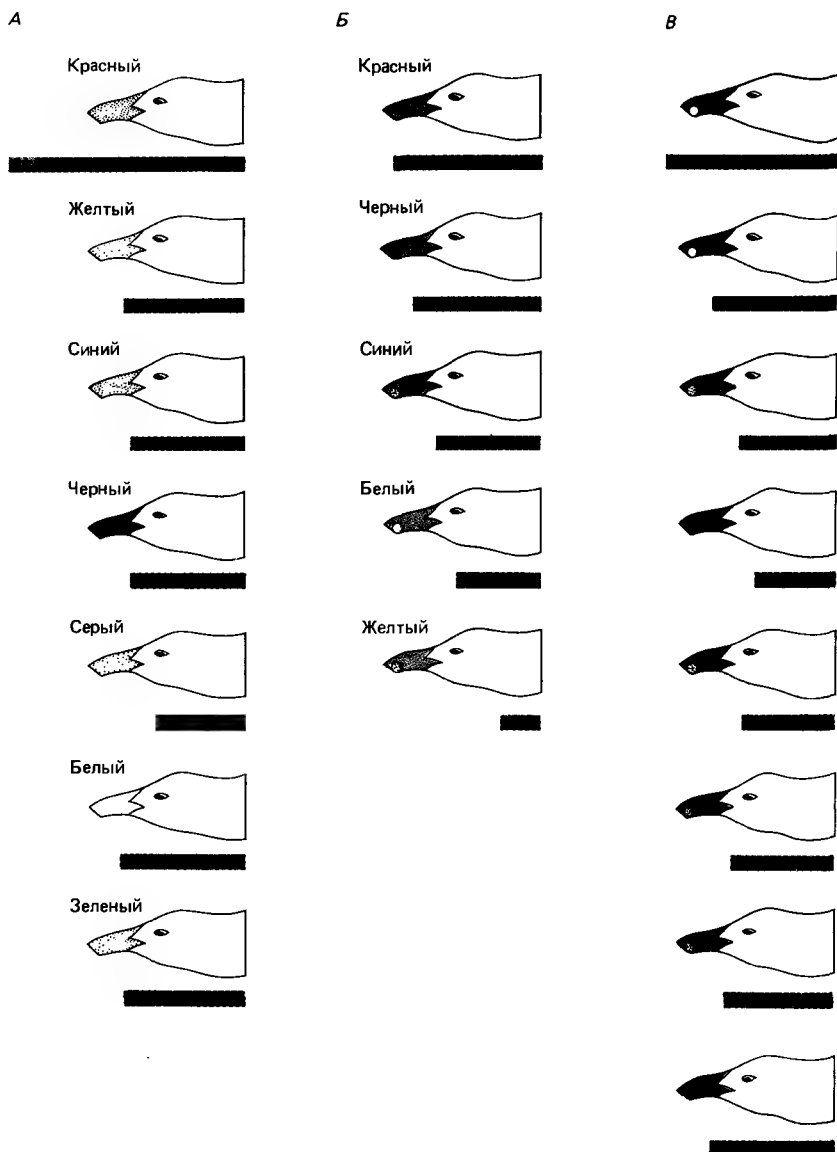


Рис. 22.2. Модели, которые использовались при экспериментальном исследовании реакции выпрашивания пищи у птенцов серебристой чайки. Длина цветной полоски пропорциональна числу клевков в ответ на предъявление данной модели. *А.* Модели, отличающиеся по окраске клюва. *Б.* Модели, отличающиеся по цвету пятна на желтом клюве. *В.* Модели, у которых клюв и пятно на нем были серыми, но различались по контрасту. (По Tinbergen, Perdeck, 1950.)

22.4). Дарвин (1872) назвал это *принципом антитезы*. Считается, что оборонительные реакции и их антитезы имели особенно важное значение в эволюции выразительной мимики у приматов (Andrew, 1963).

Другой аспект поведения, который, по

всей вероятности, обеспечил важное начало в развитии ритуализованных демонстраций, — это *движение намерения*. Оно представляет собой незавершенный поведенческий комплекс, который несет потенциальную информацию о том, что животное собирается совершить определен-



1



4



2



5



3



6

Рис. 22.3. Иллюстрации из книги Ч. Дарвина «Выражение эмоций у человека и животных»

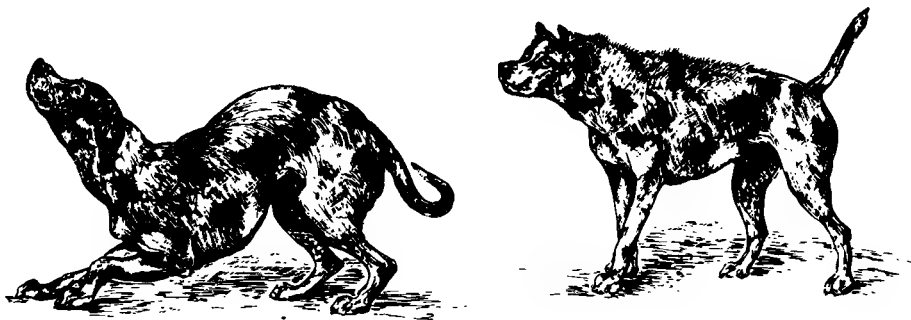


Рис. 22.4. Дружелюбная (слева) и агрессивная (справа) позы собаки как иллюстрация дарвиновского «принципа антитезы».

ные действия. Так, например, когда птица собирается взлететь, она сначала приседает, поднимает хвост и вытягивает голову (рис. 22.5). Прежде чем взлететь, птица может сделать несколько приседаний или не присесть вовсе.

Сколь важную роль играют движения намерения в качестве сигналов для других животных, можно понять из работы Девиса (Davis, 1975) по изучению поведения полета у голубей. Он обнаружил, что голубь, покидающий стаю, не вызывает беспокойства у других птиц при условии, что он проделывает обычные движения, демонстрирующие намерение взлететь. Если же голубь взлетает внезапно, без каких-либо предварительных сигналов намерения, тогда и все птицы поднимаются в воздух. По-видимому, взлет, которому не предшествовали движения намерения, является своего рода сигналом тревоги.

Изучением ритуализованных движений намерения занимались многие этологи (например, Daanje, 1950; Tinbergen, 1953; Andrew, 1956a). Такие движения, например, проявляются во время ухаживания у американской зеленой кваквы и желтоглазой утки. Американская зеленая кваква, которую изучал Мейеррикс (Meuergiecks, 1960), строит гнезда на мертвых деревьях в соленых маршах. Самцы, прилетевшие весной с мест зимовки, начинают охранять гнездовые деревья от самцов-соперников. Пришельца встречают демонстративным поведением угрозы (рис. 22.6, А), которое, скорее всего, возникло как результат эволюции поведения, связанного с намерением нападения. При этом самец принимает горизонтальную

позу, направляет клюв в сторону соперника, распушает перья и начинает вибрировать хвостом. Самок привлекают призывные сигналы самцов, но как только самки приблизятся к самцам, последние начинают угрожать и самкам. По мере проявления самками настойчивости поведение самца изменяется. О своей готовности принять самку он будет сигнализировать ей посредством особой позы, сопровождаемой специфическим шелканьем (рис. 22.6, Б). Эта поза выражается в том, что клюв птицы по диагонали направляется вниз, и производит характерные шелкающие звуки. Такая демонстративная поза напоминает поведение, при котором самец отламывает от дерева веточки, необходимые ему для постройки гнезда. Не исключено, что эта демонстрация является ритуализованной формой смещенного гнездостроительного поведения.

После того как самец примет самку, он принимает демонстративную позу «вытягивания шеи», которая, по-видимому, представляет собой ритуализованную

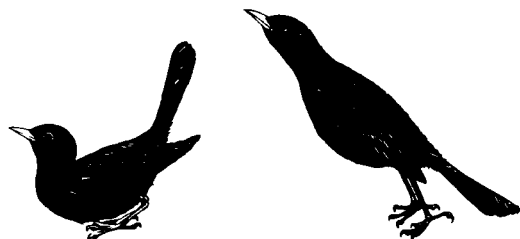


Рис. 22.5. Многие птицы приседают и приподнимают хвост перед тем, как взлететь.

форму намерения взлететь. Во многих отношениях эту позу можно рассматривать как своеобразную антитезу другого поведения, выражающегося в устремленной вперед позе угрозы. Если эта последняя сопровождается резкими звуками и распушением оперения, которое как бы увеличивает размеры птицы, то поза вытягивания шеи, напротив, сопровождается мягкими звуками и прижатием («прилизыванием») перьев. Во время демонстрации угрозы клюв — главное оружие птицы — направляется на соперника, в результате чего обнажается ярко-красное очертание рта. Когда самец вытягивает шею, он направляет клюв в сторону от самки. Если устремленная вперед поза означает угрозу, то поза вытягивания шеи символизирует умиротворение. За этой позой следуют взаимные демонстрации со стороны самки и самца, которые проявляются в виде «целования» клювами и взаимной чистки оперения. Очень скоро после установления такого контакта происходит копуляция.

22.2. Конфликт

Как правило, отправной точкой для процесса ритуализации служит конфликт мотиваций. Он наблюдается в том случае, когда в регуляции поведения начинают конкурировать за доминирование две тенденции (см. гл. 25). Поскольку конфликтующие тенденции не могут проявиться в поведении одновременно, поведение во время конфликта очень отличается от обычного гладкого проявления поведенческой активности.

Исходя из логических соображений, можно представить себе три основных типа конфликта, хотя практическое значение из них имеет только один.

1. Конфликт *приближение—приближение* возникает тогда, когда две одновременные тенденции направлены на различные цели. Хотя у животного и может наступить такое состояние, когда эти тенденции будут выравнены, оно бывает очень непродолжительным, поскольку любое отклонение от точки равновесия приведет к усилению одной из тенденций приблизиться к своей цели. Такая нестабильность объясняется существованием

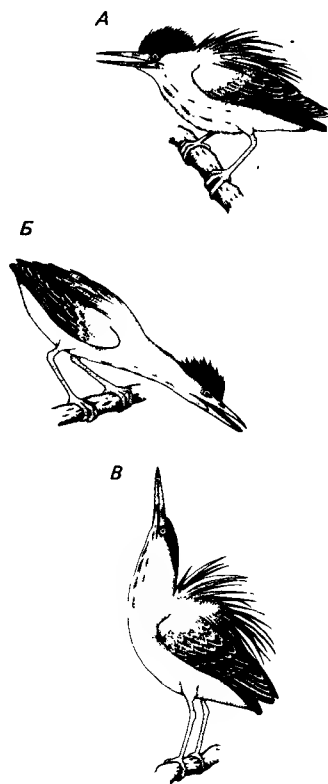


Рис. 22.6. Демонстрационное поведение у зеленой кваквы (*Butorides virescens*). А. Агрессивная демонстрация устремления вперед. Б. Демонстрация «шелканье клювом». В. Демонстративная поза с вытянутой шеей. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

градиента цели (рис. 22.7), благодаря которому тенденция приблизиться к цели возрастает по мере сокращения расстояния до нее. 2. Конфликт *избегание—избегание* возникает в том случае, когда одновременно наблюдаются две тенденции избегания. Поскольку тенденция избежать каких-либо объектов обычно усиливается пропорционально близости к объекту (см. рис. 22.7), животное стремится занять такое положение, где эти тенденции избегания выравниваются, а затем оно старается выйти из этой ситуации, удаляясь под прямым углом к линии, соединяющей эти два объекта. Поэтому ситуация избегание—избегание является нестабильной. 3. Конфликт *приближение—избегание* возникает тогда, ко-

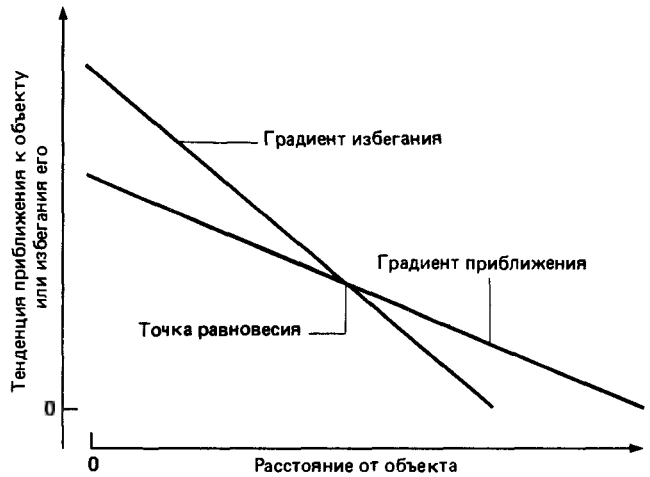


Рис. 22.7. Целевые градиенты для реакций приближения и избегания.

гда у животного одновременно появляются тенденции приблизиться к объекту и убежать от него. Как видно из рис. 22.7, в такой ситуации градиенты приближения и избегания обычно пересекаются. Это означает, что около объекта тенденция избегания сильнее тенденции приближения, а когда животное находится вдали от объекта, наблюдается обратная ситуация. Где-то между этими позициями находится точка равновесия, в которой тенденции приближения и избегания одинаковы. Таким образом, конфликт приближение–избегание имеет четкую тенденцию к стабильности, поскольку животное будет двигаться по направлению к точке равновесия, где бы оно ни находилось изначально.

Конфликт приближения и избегания – очень распространенное явление в поведении животных. Так, например, самец трехглазой колюшки пытается справиться с таким конфликтом (между страхом и агрессией по отношению к самцу-сопернику), когда находится вблизи границы своей территории. При ухаживании также возникает конфликт приближения и избегания, поскольку каждое животное сначала испытывает чувство настороженности по отношению к другому животному, хотя и привлекающему его в сексуальном отношении. Теоретически в точке равновесия конфликтной ситуации животное должно оказаться в тупике, поскольку, куда бы оно ни двигалось, тенденции приближения и удаления будут приводить

его обратно к точке равновесия. Однако практически в конце концов побеждает какая-то одна тенденция, либо потому что будет уменьшаться страх животного перед новым объектом, либо потому что будет усиливаться его стремление приблизиться к этому объекту, либо потому что в дело вмешается какой-то другой мотивационный фактор. Тем не менее можно наблюдать, как во время конфликта приближение–избегание животное то приближается к объекту, то удаляется от него или подолгу остается в амбивалентной позе. Поведение, которое состоит из отдельных компонентов конфликтующих тенденций, называется *компромиссным поведением*. Конфликт может проявиться и в том, что животное принимает амбивалентную позу, в которой смешиваются элементы этих конфликтующих тенденций (Andrew, 1956c). Так, например, когда люди в парке предлагают утке хлеб, она может приблизиться, а затем остановиться, вытягивая шею вперед, чтобы схватить хлеб, и в то же время поворачивать тело назад. Как мы уже видели в гл. 21, для конфликтных ситуаций типична смещенная активность; считается, что такая активность возникает в точке равновесия конфликтующих тенденций.

Мотивационное состояние животного в конфликтной ситуации обычно проявляется очень наглядно. Таким образом, это идеальный материал для ритуализации. Многие демонстрации, по-видимому, состоят из ритуализованных компонентов

конфликтного поведения, и многие из них анализировались с этой точки зрения. Например, у серебристой чайки вертикальная поза угрозы (рис. 22.8) содержит элементы и страха, и агрессивности (Tinbergen, 1959). С одной стороны, прижатые перья, вытянутая вверх шея и поворот боком к противнику – это признаки страха. С другой, направленный вниз клюв и поднятые карпели крыльев – это уже признаки агрессивности.

Интерпретировать демонстрационные позы, исходя из их эволюционной природы и значения, в настоящее время очень трудно. Тем не менее этологи добились поразительных успехов при анализе различных типов поведения, проявляемого при угрозе и уходе, с точки зрения противоборства относительно небольшого числа поведенческих тенденций. Обычно исходят из того, что существуют три основные тенденции, одна из которых, если действует изолированно, приводит к половому поведению, другая – к атаке, а третья – к побегу. Эти виды активности очень редко проявляются в чистом виде. Наблюдаемое поведение интерпретируют как результат смещения этих трех основных тенденций. Так, например, поза угрозы обычно представляет собой определенную комбинацию тенденций атаки и бегства. Такой подход был использован для анализа различных видов активности, например ухода, церемонии смены родителей на гнезде и поведения группового отпугивания хищников, наблюдающегося у мелких птиц. Признание того факта, что в поведении проявляется конфликт, и анализ этого поведения с точки зрения лежащих в его основе несовместимых тенденций составляют сущность подхода, который получил известность как «конфликтная теория демонстраций» (Baerends, 1975). Наиболее отчетливо этот подход проявился в работах Тинбергена (Tinbergen, 1959; 1962) и его коллег.

Рассматривая демонстрации животных с точки зрения конфликта тенденций, необходимо учитывать четыре категории данных (Tinbergen, 1962; Hinde, 1966):

1. *Ситуация.* Например, вблизи границы своей территории животное, скорее всего, будет испытывать страх, и про-

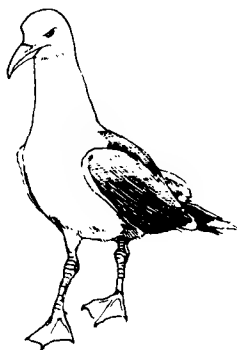


Рис. 22.8. Вертикальная поза угрозы у серебристой чайки. (По фотографии Тинбергена.)

являть агрессивность, а в присутствии потенциального полового партнера в конфликте может участвовать и половая мотивация.

2. *Поведение животного во время демонстрации.* Это может быть явное конфликтное поведение, например попеременное приближение к сопернику и удаление от него. Но это могут быть и изменения окраски животного, коррелированные с его мотивацией. Так, например, изменения характера окраски самца гуппи указывают на выраженность его половой мотивации.

3. *Поведение, которое непосредственно предшествует демонстрации или же следует за ней.* Мойниган (Moynihan, 1955) использовал этот метод для оценки относительной силы тенденций атаки и побегу, которые проявлялись в различных демонстрациях у обыкновенной чайки (рис. 22.9). Однако при использовании этого метода возникает целый ряд трудностей. Во-первых, поведение, которое проявляется сразу после демонстрации, может оказаться реакцией на ответ другого животного на эту демонстрацию. Эту трудность можно обойти, если анализировать только то поведение, которое проявляется при неизменном поведении соперника. Можно также проверять теории, касающиеся демонстраций, используя неподвижные модели животных-соперников. Во-вторых, поведение, которое предшествует демонстрации и сразу следует за ней, может быть результатом действия целого комплекса мотивационных факторов, а не выражением одной

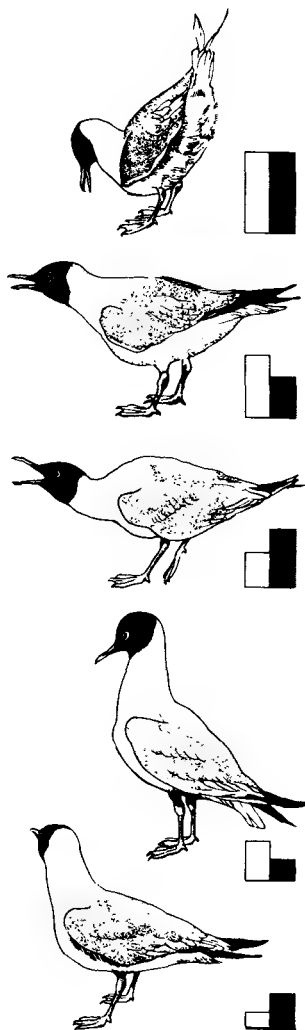


Рис. 22.9. Позы угрозы у обыкновенной чайки. Различные позы связаны с различным соотношением тенденций к атаке (темные столбцы) и избеганию (светлые столбцы). (По Moynihan, 1955.)

простой тенденции. И наконец, в-третьих, поведение может быть мотивационно не связано с данной демонстрацией, как это бывает в случаях смещенной активности и при организации поведения по принципу разделения времени (см. разд. 25.4).

4. *Природа демонстрации.* Каждую позу можно проанализировать с точки зрения ее компонентов (угол наклона головы, конечностей и т. д.). Например, Тинберген (Tinbergen, 1959), исследуя поведение серебристой чайки, проводит различие меж-

ду позой агрессивной угрозы (см. рис. 22.8) и позой угрозы у испуганной птицы; в этом последнем случае клюв располагается более горизонтально. Эдвина Баер и я показали, что положение перьев на различных участках тела агрессивно настроенных или защищающихся горлиц были типичны именно для таких состояний и отличались от положения перьев, вызванных изменениями температуры (рис. 22.10) (McFarland, Edwina Baer, 1968). Для подтверждения данных такого рода иногда может быть полезен сравнительный анализ поведения животных различных видов. Например, во время драки серебристые чайки бьют крыльями своих соперников; элементом их угрожающей вертикальной позы является приподнимание карпелей крыльев, как будто птицы готовятся к драке. Поморники, напротив, во время драк не ударяют соперников крыльями, и поэтому в их вертикальной позе угрозы нет демонстрации карпелей.

Данные этого типа зачастую можно использовать для того, чтобы дать достоверное объяснение мотивации, лежащей в основе демонстраций. Однако иногда в этой процедуре есть элемент «движения по кругу». Обстоятельные данные, полученные в полевых исследованиях, в ряде случаев нашли экспериментальное подтверждение. Хайнд (Hinde, 1952) описал различные позы угрозы, которые он наблюдал во время территориального конфликта на границе территорий у большой синицы (*Parus major*). Все эти позы представлены на рис. 22.11. Хайнд сформулировал гипотезу о том, что демонстрации угрозы возникают при одновременном действии побуждений к атаке и бегству. Блёртон-Джонс (Blurton-Jones, 1968) попытался проверить эту гипотезу в экспериментах, где можно было независимо друг от друга регулировать тенденции атаки и бегства.

Сначала Блёртон-Джонс наблюдал за птицами, находящимися в неконтролируемых ситуациях, и использовал методы анализа, которые были описаны выше. В результате весьма тщательного анализа он пришел к выводу, что демонстрации угрозы возникают по тем же причинам, что и атака, и что факторы, обычно вы-

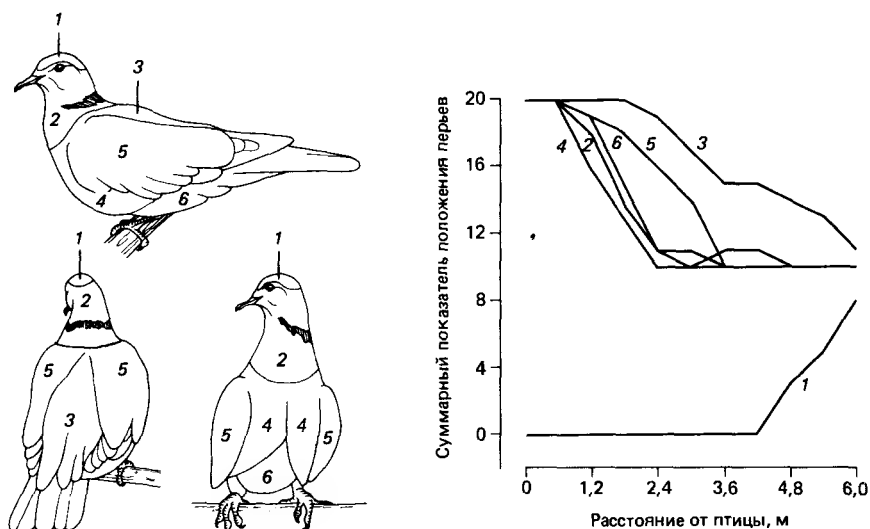


Рис. 22.10. Положение перьев у горлицы (*Streptopelia risoria*). Чтобы получить показатель положения перьев, тело птицы разделяли на ряд областей и один раз в минуту отмечали положение перьев в каждой области. Разным положениям перьев приписывали разные оценки, и эти оценки суммировали по десяти тестам, так что в итоге могло получиться от 0 (полностью прижатое оперение) до 20 баллов (полностью взъерошенное оперение). Исследование проводили, когда птица сидела на гнезде. Во время эксперимента деревянную палочку каждые 2 мин поддвигали примерно на 50 мм ближе к птице. Горлица реагировала на это оборонительной позой, для которой были характерны вполне определенные изменения положения перьев на различных областях тела: 1 – верхняя часть головы; 2 – шея; 3 – область спины; 4 – область живота; 5 – крыло; 6 – грудь. (По McFarland, Baher, 1968.)

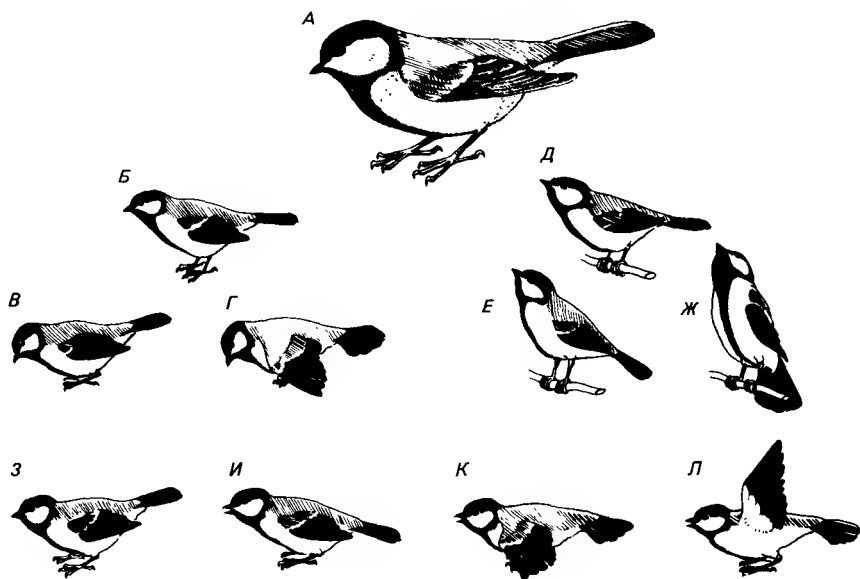


Рис. 22.11. Позы большой синицы (*Parus major*), которые можно наблюдать во время территориальных конфликтов. А – обычная расслабленная поза, которая постепенно переходит в демонстрацию угрозы с опущенной головой (Б–Г) или в демонстрацию угрозы с поднятой головой (Д–Ж). Горизонтальная демонстрация (З, И) иногда сопровождается демонстрацией с раскрытием крыльев (К, Л). (По Blurton-Jones, 1968.)

зывающие бегство, оказывают мало влияния на характер этой демонстрации. Он постулировал, что демонстрации угрозы наблюдаются у животных тогда, когда налицо преобладание факторов, вызывающих атаку, но осуществлению атаки препятствуют тенденции к бегству или какие-либо другие факторы. В том случае, когда у птицы наблюдалась тенденция оставаться на одном месте, связанная со стремлением получать там пищу, это проявлялось в увеличении количества «горизонтальных» демонстраций в отличие от демонстраций с поднятой или опущенной головой. Таким образом, создается впечатление, что характер демонстрации угрозы определяется обстоятельствами, препятствующими осуществлению атаки.

При проведении экспериментов избирательно (независимо друг от друга) изменяли величину тенденций к атаке, бегству и питанию. Атака, которую вызывали у птицы легкими ударами кончиком карандаша, сопровождалась следующими позами: позой с опущенной головой, позой с горизонтально вытянутой головой, позой с поднятой головой, раскрытием крыльев. Бегство птицы можно было вызвать с помощью маленькой лампочки; при этом птица поднимала «хохолок» и распушала перья. Когда птице предлагали пищу, она делала прыжок вперед, тянулась к пище и схватывала ее. Предъявляя эти стимулы одновременно. Блёртон-Джонс имел возможность искусственно создавать конфликтные ситуации. Одновременное предъявление стимулов для атаки и бегства создавало конфликт атаки-бегство, в котором движения атаки были существенно редуцированы, а поза угрозы с поднятой головой и другие угрожающие позы были заметно более выражены. Таким образом длительные атаки можно было трансформировать в демонстрации угрозы, предъявляя птице стимулы бегства с внешней стороны клетки, находясь в которой птица не могла спастись бегством. Эти данные подтверждают выводы, сделанные на основе наблюдений за поведением птиц в природе: любой сигнал, который останавливает атаку при наличии стимула атаки, будет вызывать у животного демонстрацию угрозы. Блёр-

тон-Джонс пришел к заключению, что такого результата нельзя было ожидать, если бы демонстрации угрозы представляли собой неритуализованные комбинации компонентов атаки и бегства. Вместе с тем демонстрации могут быть ритуализованы до такой степени, что на них уже не будет сказываться влияние тенденции к бегству; они будут связаны только с тенденцией к атаке. Вполне возможно, что какая-то демонстрация может полностью потерять связь с обусловившими ее изначально факторами и у нее появится свой собственный причинный фактор. Однако в демонстрациях угрозы большой синицы этого, по-видимому, не наблюдается. Как результаты наблюдений, так и экспериментальные данные показывают, что демонстрации угрозы имеют по существу ту же мотивацию, что и поведение атаки, хотя форма проявления демонстрации зависит от конкретных обстоятельств.

22.3. Коммуникация между животными различных видов

Животные, которые находятся в тесном контакте с человеком, зачастую ведут себя так, как будто люди принадлежат к их собственному виду. Тот, кто держит дома животных, неоднократно убеждается в этом. Одному владельцу черепахи понадобилось некоторое время, чтобы понять, что черепаха делала многократные попытки ухаживать за его башмаками. В зоопарках самцы кенгуру нередко ведут себя так, как будто вертикальная поза служителя является вызовом на драку. Если служитель наклонится к земле, что означает у кенгуру позу миролюбия, то конфликта можно избежать (Hediger, 1964). Точно так же многие люди относятся к животным, как к себе подобным. Они разговаривают со своими любимцами и даже могут их украшать как человека, например полировать им когти. Тенденция приписывать животным некоторые человеческие свойства – так называемый *антропоморфизм*, – вероятнее всего, берет начало от инстинктивного распознавания сигнальных раздражителей, играющих важную роль в социальном поведении человека. Например, форма го-

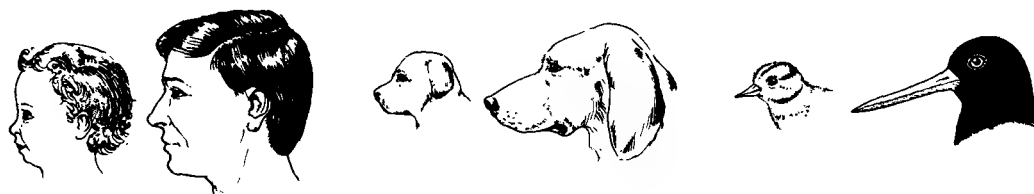


Рис. 22.12. Общие особенности головы животных и человека в период младенчества: укороченная лицевая часть, округлая форма головы и высокий лоб.

ловы ребенка—это важный фактор, вызывающий родительские чувства у взрослого человека. Неоднократно отмечалось, что люди так же реагируют на подобные особенности (рис. 22.12) молодых животных. Такие привлекательные черты часто преувеличивают и акцентируют на них внимание в дружеских шаржах и рекламных плакатах.

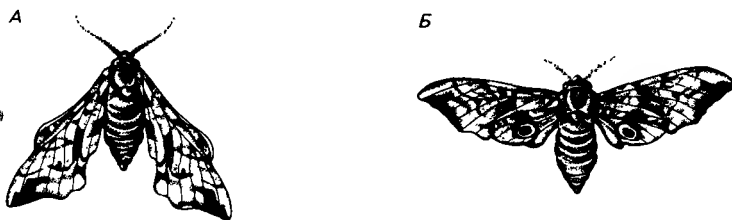
Наряду с чисто случайным сходством между особенностями одного вида животных и сигнальными раздражителями другого существует много примеров, когда естественный отбор способствовал установлению межвидовой коммуникации. Это, в частности, проявляется в возникновении специальных приспособлений, помогающих животным спастись от хищников. Многие животные, когда их обнаруживает хищник, принимают позы, которые предназначены для того, чтобы испугать его. В некоторых случаях такая демонстрация—это чистый обман. Так, например, многие виды ночных и дневных бабочек, если потревожить их во время отдыха, внезапно обнажают похожие на глаза пятна на задних крыльях. Такие пятна-глаза также обнаружены у карака-тиц, жаб и гусениц (рис. 22.13). Некоторые исследователи (например, Blest, 1957; Corringier, 1969, 1970) экспериментально доказали, что внезапное появление яркой окраски может испугать птицу, что дает бабочке шанс спастись.

Пятна-глаза, находящиеся на виду по-

стоянно или обнажающиеся внезапно, оказывают устрашающее действие, вероятно, еще и потому, что они напоминают глаза хищников, которые нападают на птиц. Блест (Blest, 1957) помещал мертвых мучных червей на специальную коробку и давал возможность птицам—зяблкам, овсянкам и синицам—поедать их. Когда птицы освоились с обстановкой, он проверил их реакции на различные рисунки, напоминающие глаза. Как только птица садилась на коробку, включался ток и по бокам от червя начинали светиться два рисунка. Блест обнаружил, что круговые рисунки сильнее отпугивали птиц, чем крестообразные, и чем больше рисунки были похожи на глаза, тем эффективнее вызывали они поведение избегания (рис. 22.14). Блест обнаружил также, что птицы быстро привыкали к предъявляемым им пятнам-глазам; и отсюда, по-видимому, следует, что насекомым имеет смысл скрывать такие пятна до тех пор, пока не появится в них нужда.

Демонстрация пятен-глаз—это форма имитации сигнальных раздражителей, используемых животными других видов. Во многих типах демонстраций используется мимикрия характерных примет или поведенческих реакций других животных. Саблезубая морская собачка имитирует определенный цветовой рисунок губана-чистильщика и таким образом имеет возможность обмануть большую рыбу, которая позволяет ей приблизиться. Однако

Рис. 22.13. А. Бражник в позе покоя. Б. Потревоженный хищником бражник обнажил пятна-глаза.



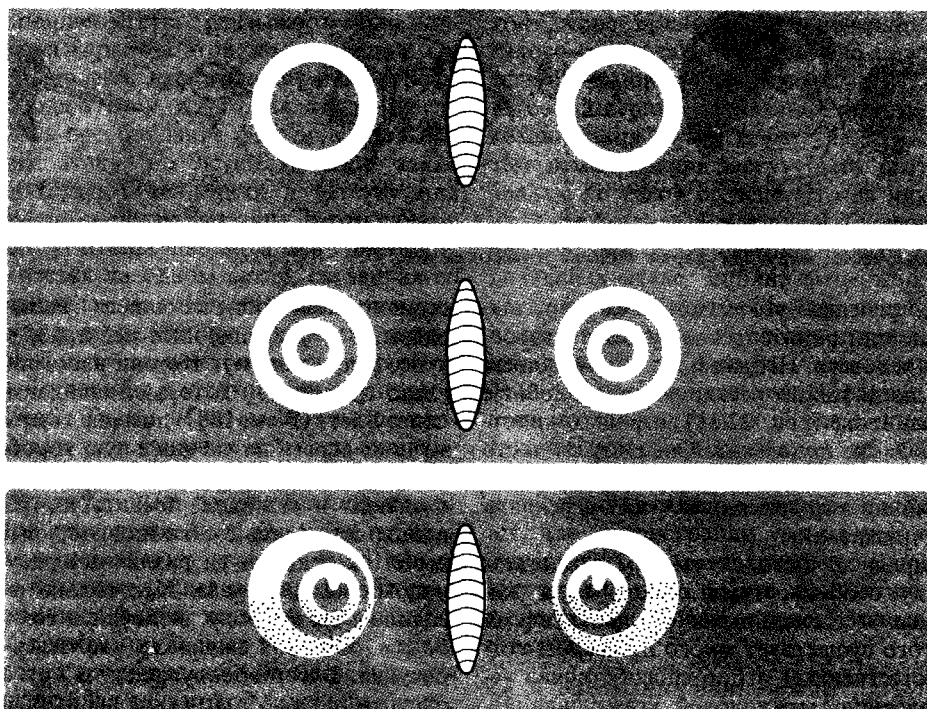


Рис. 22.14. Три модели, которые использовал Блест (Blest, 1957) в своих экспериментах с рисунками в виде пятен-глаз. Когда птица садилась на аппарат, чтобы съесть мучного червя (в центре каждой модели), включался ток и с обеих сторон загорались два кружка, или два пятна-глаза. Меньше всего птицы пугались модели, представленной в верхней части рисунка, а больше всего модели, изображенной внизу.

вместо того, чтобы удалять паразитов, как это делает губан-чистильщик, морская собачка откусывает кусок от большой рыбы и быстро уплывает. Некоторые змеи имитируют цветовые рисунки и предупреждающие демонстрации своих ядовитых сородичей. Так, например, у безобидной *Lampropeltis elapsoides* имеются характерные полосы красного, желтого и черного цвета, свойственные ядовитому арлекиновому аспиду (*Micrurus fulvius*) (рис. 22.15). У африканской ковровой гадюки (эфы; *Echis carinata*) есть угрожающая демонстрация: змея складывает тело в полукольца и производит скрежет или шипение, потирая примыкающими полукольцами друг о друга (рис. 22.16). Этой демонстрации подражают некоторые безобидные змеи рода *Dasypeltis*. Некоторые птицы-дуплогнездники шипят подобно змеям, если потревожить их, когда они находятся в гнезде. Поскольку в

дупле темно, хищные млекопитающие могут испугаться такой демонстрации, несмотря на то что внешне эти птицы несколько не напоминают змей (Hinde, 1952). У гусениц некоторых бражников на голове имеется особый рисунок, и когда гусеница раздувает голову, она очень напоминает голову змеи (см. рис. 1.3). Если гусеницу потревожить, то она раздувает свою змееподобную голову и качает ею из стороны в сторону. Она даже может нанести удар хищнику (Wickler, 1968; Edmunds, 1974).

Мимикрия – это форма обмана. Демонстрация пятен-глаз или стимулов, ассоциирующихся со змеями, защищает животных в той степени, в какой могут вызывать у хищника поведение, соответствующее воздействию опасных сигналов. Если потенциальная жертва на самом деле не опасна, хищник оказывается обманутым. Другой пример обмана можно



Рис. 22.15. Ядовитый арлекиновый аспид (*Micrurus fulvius*) (слева) и безобидный *Lampropeltis elapsoides* (справа), который его имитирует. (По Edmunds, 1974.)

видеть у европейского удильщика (*Lophius piscatorius*); у этой рыбы на конце луча-удилища колеблется «приманка», напоминающая червя (рис. 22.17). Когда рыба-жертва приближается к этой приманке, удильщик ее тут же хватает. С эволюционной точки зрения такой обман должен наблюдаться в тех ситуациях, где естественный отбор благоприятствует развитию таких приобретений у особей одного вида, которые вводят в заблуждение особей другого вида, вызывая у них поведение, оказывающееся для них вредным. Конечно, естественный отбор будет стремиться обострить дискриминационные способности жертвы, однако этому может противодействовать эволюция более эффективной мимикрии. Если модель, которая служит образцом для мимикрии, оказывается более распространенной, чем подражающее ей животное, то тогда виду-жертве очень трудно избежать обмана. Так, например, поскольку червеобразные объекты - это распространенная форма добычи, удильщик может легко использовать систему распознавания добычи, ко-

торая имеется у его жертв. Чтобы иметь возможность отличить истинную добычу от замаскированной приманки, жертва должна была тратить много времени на обследование каждого потенциального объекта добычи, что снизило бы эффективность пищевого поведения. При условии что грозящая опасностью добыча не слишком распространена по сравнению с истинной добычей, естественный отбор приводит к компромиссу. Это означает, что если риск повстречать опасную добычу невелик, то он может быть уравновешен выгодами эффективного питания. Тем не менее важно понимать, что в случае межвидовой коммуникации, когда один вид животных обманывает другой, силы естественного отбора, воздействующие на каждый из видов, стремятся к достижению противоположных результатов.

Ситуации, в которых межвидовая коммуникация оказывается взаимовыгодной, обозначают обычно понятием *симбиоз*. Одна из форм симбиоза, известная как *комменсализм*, характеризуется тем, что

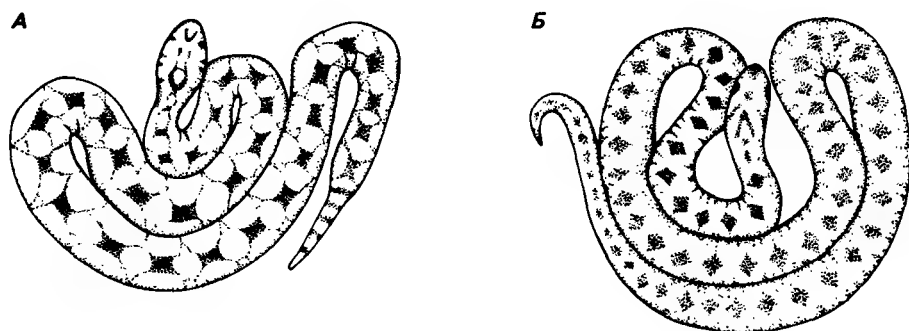


Рис. 22.16. Демонстрационные позы свернувшейся ядовитой африканской ковровой гадюки (*Echis carinata*) (А) и имитирующей ее безобидной *Dasypeltis* (Б). (По Edmunds, 1974.)

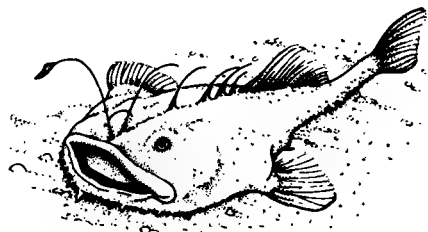


Рис. 22.17. Европейский удильщик (*Lophius piscatorius*).

один вид извлекает пользу из такого рода взаимоотношений, а для другого такие взаимоотношения нейтральны. Например, флейторыл (*Aulostomus*) иногда присоединяется к косяку желтых осетров и с выгодой использует этот камуфляж, приближаясь к мелким рыбам, которые служат ему пищей. Он выскакивает из стаи осетров и хватает свою добычу. Осетры же не извлекают никакой пользы из этих взаимоотношений, и, по всей вероятности, между этими биологическими видами не существует никакой коммуникации. Подобным же образом жизнь египетской цапли (*Bubulcus ibis*) тесно связана с крупным рогатым скотом: цапля питается насекомыми, которых вспугивает скот. Эти птицы не удаляют паразитов с крупного рогатого скота, как это делают клещевые птицы. Коммуникации между крупным рогатым скотом и египетской цаплей не наблюдается, и, по-видимому, коровы не извлекают никакой пользы из таких взаимоотношений.

Что же касается истинного симбиоза, или *мутуализма*, то он выгоден обоим видам животных, и между ними обычно существует коммуникация. Например, медоед (*Mellivora capensis*) живет в симбиозе с маленькой птичкой, которая называется медоуказчиком (*Indicator indicator*). Обнаружив гнездо диких пчел, медоуказчик разыскивает медоеда и ведет его к этому гнезду с помощью особых сигналов-демонстраций. Защищенный толстой кожей медоед с помощью мощных когтей вскрывает гнездо и съедает мед из сотов. Медоуказчики поедают воск и личинок пчел, до которых они сами не смогли бы добраться без посторонней помощи. Если медоуказчик не может найти медоеда, он

пытается привлечь людей. Туземцы понимают такое поведение птицы и следуют за ней к пчелиному гнезду. По неписаному закону птице позволяют съесть личинок пчел.

22.4. Управление поведением других животных (манипулирование)

В последние годы исследователи пытались объяснить коммуникацию животных с точки зрения эволюционной теории. Например, Доукинс и Кребс (Dawkins, Krebs, 1978, р. 286) пишут: «Существует мнение, что коммуникация имеет место в тех ситуациях, когда одно животное (действующая особь) совершает какое-либо действие, которое, по-видимому, является результатом отбора, чтобы воздействовать на органы чувств другого животного (реагирующей особи) таким образом, что поведение последнего изменяется к выгоде действующей особи». Другими словами, поведение действующей особи отобрано эволюцией для того, чтобы регулировать поведение реагирующей особи. Сигналы, посылаемые действующей особью, — это средства, которые формируются естественным отбором, для того чтобы с выгодой управлять соперниками или особями другого вида. Так, например, когда бабочка демонстрирует пятна-глаза, она использует тот факт, что небольшие птицы пугаются при виде пары уставившихся на них глаз, а когда европейский удильщик использует свою похожую на червя приманку, он эксплуатирует сигнальные раздражители, на которые реагируют маленькие рыбки, когда они кормятся. В случае коммуникации между особями различных видов легко видеть, как одно животное может обмануть другое или управлять его поведением. Однако Доукинс и Кребс полагают, что те же рассуждения приложимы к анализу коммуникации между двумя особями одного и того же вида. Например, они отмечают:

«Если собака всего лишь оскалом зубов может заставить своих соперников отступить, то отбор будет благоприятствовать тем собакам, которые используют эту способность. Оискаливание зубов станет ритуализованным, преувеличенным для усиления пугающего воз-

действия, а губы могут оттягиваться назад дальше, чем это необходимо для того, чтобы просто были видны зубы. После длительного периода эволюции зубы могут стать более крупными, даже если это делает их менее пригодными для поедания пищи.»

Может показаться, что такая точка зрения не очень отличается от традиционных представлений этологов. Однако Доукинс и Кребс утверждают, что тот, кто воспринимает сигнал, оказывается обманутым и реагирует на сходство между ритуализованным сигналом и другими сигнальными раздражителями, на которые бы он обычно реагировал. Все происходит как раз так, как мы описывали при рассмотрении межвидовой коммуникации. Именно здесь эти авторы отходят от традиционной точки зрения этологов, которые всегда полагали, что эволюционный процесс в деле коммуникации должен затрагивать как действующую, так и реагирующую сторону (например, Blest, 1961). Другими словами, в процессе ритуализации взаимодействия животных при демонстрациях или в ходе эволюции любого специализированного вида коммуникации каждое изменение сигнала должно сопровождаться соответствующими изменениями в механизме распознавания этого сигнала.

Доукинс и Кребс могли бы возразить, что в вышеупомянутом случае с оскаливающейся собакой преувеличенный или ритуализованный сигнал все еще остается значимым для воспринимающей стороны. Однако это вряд ли типично для большинства ритуализованных коммуникативных систем. Например, ритуализованная смещенная активность чистки перьев у самца мандаринки (см. рис. 21.8) или демонстрации у самца зеленой кваквы (рис. 22.6) едва ли могли развиваться в процессе эволюции без соответствующей эволюции механизмов распознавания у самки. Точно также причудливые папоротниковидные антенны (рис. 12.1), с помощью которых самцы шелкопряда улавливают феромоны самки, вряд ли могли возникнуть для выполнения какой-либо другой функции. Таким образом, для формирования коммуникативных систем часто требуется комплексная совместная эволюция передающей и воспринимающей

сторон. Это случай, допускающий не одно возможное объяснение с позиций эволюционной теории.

С эволюционной точки зрения трудно понять, какую пользу может извлечь животное из того, что будет информировать другое животное о своем истинном мотивационном состоянии или о том, что оно намерено сделать в следующий момент времени. Представляется наиболее правдоподобным, что животное будет пытаться обмануть других животных, чтобы получить для себя какое-то преимущество. Основной довод в пользу такого теоретического заключения состоит в том, что популяция «правдивых» животных открыта для вторжения «нечестных разбойников», и трудно понять, каким образом это вторжение могло бы быть остановлено. Так, например, если человек краснеет, то в этом проявляется невербальная коммуникация, по всей вероятности ритуализованная. Эта реакция обычно не поддается произвольному контролю; краснеют люди, которые смущены или слегка испуганы. Обычно краснеют лицо и шея, т.е. те области, на которые во время коммуникации обращено внимание. А это совершенно противоречит тому, что можно было бы ожидать с точки зрения элементарных законов физиологии. Ведь обычно легкий испуг приводит к возбуждению симпатической нервной системы, что вызывает отток крови от кожи и других периферических областей тела. Если покраснение — это ритуализованная активность, которая информирует других людей о том, что человек испытывает смущение, то трудно понять, каким образом она могла сформироваться в процессе эволюции. Какую пользу извлекает человек, когда сообщает эту информацию? Почему популяция «краснеющих» людей не оказалась «оккупированной» «некраснеющими» мошенниками?

Другой интересный пример дает нам исследование воробья Харриса (*Zonotrichia querula*) (Rohwer, Rohwer, 1978). Эти птицы зимой собираются в стаи, где доминантные особи имеют первоочередное преимущество над подчиненными птицами в получении доступа к пище. У доминантных самцов оперение темнее, чем у

самцов более низкого ранга, хотя у всех самцов, когда они надевают брачный наряд, весной отрастают черные перья. Остается загадкой, почему у светлых самцов просто не отрастают черные перья, что было бы этим самцам весьма полезно, так как они приобрели бы таким образом внешность доминанта. Роуверсы окрашивали самцов более низкого ранга, придавая им вид доминантов, однако ранг этих птиц не повышался. Светлые птицы, которым вводили гормон тестостерон, становились агрессивнее, но во время конфликтов их соперники не отступали. Однако птицы, которых перекрашивали и одновременно вводили им тестостерон,

оказались способными отстоять свои права доминанта. Итак, не исключено, что комбинация темной окраски и доминантного поведения является необходимым условием для достижения статуса доминанта, который признают другие птицы. Если подчиненный самец своим темным оперением попытается ввести в заблуждение других птиц, это ему успеха не принесет. Однако трудно понять, почему этот «обманщик» оказывается неспособным секретировать больше тестостерона. По-видимому, цена высокого уровня тестостерона столь велика, что подчиненная птица не в состоянии ее заплатить.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Процесс ритуализации тех или иных действий обычно приводит к повышенной выразительности и преувеличению особых элементов этих действий. Как правило, ритуализации подвергаются те действия, которые имеют потенциальную коммуникативную функцию, как, например, движения намерения, конфликтное поведение и смещенная активность.
2. Конфликтное поведение можно наблюдать в различных социальных ситуациях; оно характеризуется стереотипными демонстрациями, которые играют важную роль в процессе коммуникации.
3. Коммуникация между животными различных видов зачастую включает в себя и обман животных, который состоит в том, что особи-реципиенты сигналов оказываются обманутыми, реагируя на стимулы, которые имитируют некоторые особенности их обычного образа жизни. Остается неясным, насколько далеко этот принцип можно распространить на коммуникацию в целом.

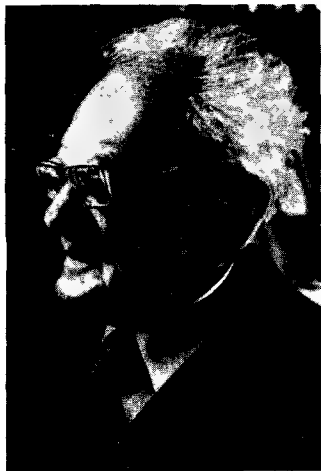
Рекомендуемая литература

Sebeok T. (ed.), 1977. How Animals Communicate, Bloomington, Indiana, Indiana University Press.

III.2. Как осуществляется процесс принятия решений у животных?

В этой части книги мы рассмотрим некоторые особенности сложного поведения животных, используя для начала в качестве примера поведение медоносных пчел. На этом примере, которому посвящена вся гл. 23, будет показано, насколько сложным может быть поведение у относительно простых животных. В гл. 24 мы рассмотрим особенности процесса принятия решения животными в эволюционном плане и обнаружим здесь много общего с законами потребительской экономики. В гл. 25 рассматриваются механизмы процесса принятия решения, в частности вопросы конкуренции мотиваций, поведения животных в режиме разделения времени и формирования животными оптимальных решений.

Карл фон Фриш (1886–1983)



(С разрешения Maximilian Renner.)

Карл фон Фриш родился в Вене, образование получил в университетах Мюнхена и Вены. В 1921 г. он становится профессором зоологии Ростоцкого университета, в 1923 – университета города Бреслау, а в 1925 Мюнхенского университета. Будучи ребенком, Карл фон Фриш интересовался естественной историей и еще школьником опубликовал результаты некоторых своих наблюдений, а также экспериментальные данные по световой чувствительности актиний. Почти во всех последующих исследованиях поведения животных основное внимание Карла фон Фриша было сконцентрировано на вопросе о том, каким образом животные получают информацию об окружающем их мире. Практически вся научная жизнь фон Фриша была организована таким образом, что зимой он работал в лаборатории, изучая поведение рыб, а летом в своем фамильном имении в Бруннвинкле изучал поведение медоносных пчел. Он обнаружил, что рыбы обладают цветовым зрением и способны различать подводные звуковые волны. Оба этих открытия противоречили господствовавшим в то время в науке представлениям и поэтому вызвали много возражений. Фон Фриш обнаружил также еще одно важное явление: когда какой-нибудь гольян повреждает кожу, выделяется феромон, который заставляет других гольянов уплывать от этого места. Во всех этих

исследованиях успех фон Фриша основывался на тщательных наблюдениях за поведением животных и глубоком понимании сути биологических функций живых организмов. Все эти особенности исследователя проявились и в его работе с медоносными пчелами.

Долгое время господствовало представление о том, что пчелы в цветовом отношении слепы; однако фон Фриш пришел к заключению, что окрашенные цветки должны выполнять функцию привлечения пчел и других насекомых. Он показал, что хотя пчелы и не обращают внимания на длину световой волны, когда вылетают из улья, спасаясь от опасности, они тем не менее реагируют на цвет, когда разыскивают пищу. Во время своих экспериментов он обнаружил, что достаточно всего лишь одного «разведчика», который появится на цветном блюдечке с сиропом, выставленном на открытом воздухе, чтобы вскоре после его возвращения в улей к этому блюдечку прилетело множество пчел. Это наблюдение привело фон Фриша к открытию у пчел системы языка.

В 1973 г. Карл фон Фриш разделил Нобелевскую премию по медицине с Конрадом Лоренцом и Нико Тинбергеном. Хотя самым большим материальным вкладом фон Фриша в науку и была его работа по коммуникации медоносных пчел, он также выделяется и как пионер умозрительной аргументации в научных спорах. Он сделал много важных открытий на основе глубокого понимания сути биологических функций живых организмов.

В этой главе мы подробно познакомимся с поведением особого вида животных — медоносной пчелы (*Apis mellifera*). Медоносная пчела была объектом значительного числа научных исследований, и поэтому о ее поведении известно достаточно много. Поскольку пчела относится к насекомым, мы склонны считать ее простым автоматом. Однако поведение пчелы удивительно сложно. Пытаясь проникнуть в природу этой сложности, мы надеемся в какой-то степени понять организацию сложного поведения в целом и, быть может, понять сложное поведение других видов животных, особенно тех, которые филогенетически близки человеку.

23.1. Жизненный цикл медоносной пчелы

Медоносная пчела родом из тропиков, и еще сейчас там можно обнаружить дикие виды пчел, к числу которых относится карликовая медоносная пчела *Apis florea*. Эта пчела строит сотовое гнездо, которое висит на открытом воздухе на ветке дерева (рис. 23.1). Соты состоят из отдельных ячеек, используемых для хранения меда и пыльцы, а также для выращивания личинок. В условиях теплого и ровного климата эти пчелы могут жить на открытом воздухе в течение всего года. Существует мнение, что эти тропические пчелы весьма примитивны и что обыкновенная медоносная пчела (*Apis mellifera*) оказалась способной заселить зону умеренного климата за счет того, что у нее сформировалась «традиция» строить соты в дуплах деревьев. Это защищает медоносную пчелу от капризов погоды и помогает выдерживать очень низкие температуры за счет того, что дупло сохраняет ме-

таболическое тепло, генерируемое собравшимися вместе особями. Весной, когда в изобилии появляется пища, пчелиная матка откладывает многие тысячи яиц. О ней постоянно заботятся молодые самки-кормилицы, которые ее чистят и кормят. Их привлекает к матке особый феромон, а когда они чистят матку, то при этом заглатывают определенные вещества, которые подавляют активность их яичников и препятствуют их превращению в возможных соперниц матки. Матка способна откладывать до 3000 яиц в день. Из каждого отложенного яйца через двое суток появляется личинка; пчелы-работницы кормят личинку, давая ей пищу примерно раз в минуту на протяжении целой недели. Кроме того, матка откладывает несколько яиц в специальные большие ячейки, построенные пчелами-работницами. В этих ячейках личинки получают специальное питание и развиваются в фертильных маток, а не в стерильных рабочих пчел. Одна из этих девственных маток становится новой маткой этого

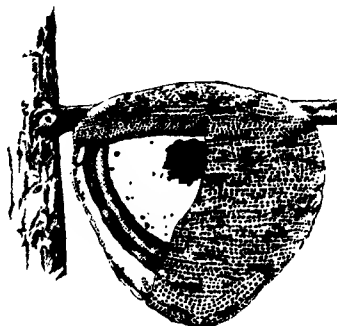


Рис. 23.1. Гнездо тропических карликовых медоносных пчел *Apis florea*. (По фотографии из работы Gould, 1982.)

гнезда; но прежде чем это случится, старая матка должна подготовиться к вылету.

Как только будут отложены яйца в ячейки для новых маток, пчелы-работницы начинают меньше кормить матку, которая откладывает все меньше яиц и теряет в весе. Когда вес матки уменьшится настолько, что она станет способной к полету, она начинает общаться с девственными матками. Вибрируя грудью, она издает пульсирующие звуки, и зрелые девственные самки отвечают ей из своих ячеек подобными пульсирующими звуками более высокой частоты. Таким образом матка показывает, что она готова к вылету, а девственные матки сообщают о готовности занять ее место.

Вместе со старой маткой из гнезда вылетает примерно половина всей пчелиной семьи. Вылетевшие пчелы собираются вместе и образуют компактную гроздь — рой — на каком-нибудь ближайшем дереве, где они и остаются несколько дней, в течение которых пчелы-разведчицы ищут подходящее место для нового гнезда. Возвращаясь из поискового полета, они исполняют танец на вертикальной поверхности этого роя — танец, который несет информацию о направлении, расстоянии и характере места для нового гнезда. Танец стимулирует других пчел-работниц обследовать это место; когда они возвращаются, они тоже исполняют танец, которым сообщают о качестве найденного места. Продолжительный и энергичный танец характеризует привлекательное место. Обычно разведчицы сообщают сначала о нескольких возможных местах для роя, и каждое сообщение вербует новых разведчиц. Различия в качестве возможных мест для гнезда выявляются по числу танцующих пчел и энергичности их танцев. В конце концов пчелы, прилетевшие из худших мест, прекращают объявлять о своих «открытиях», и таким образом достигается общее согласие. Затем рой направляется к выбранному месту и начинает строить новое гнездо. Пчелы предпочитают такие места для постройки гнезда, которые имеют подходящие размеры и защищены от резких изменений погоды, например дупла деревьев или ка-

кие-либо полости в земле. Новое гнездо должно быть не слишком далеко, чтобы матка долетела туда с места своего временного отдыха, но и не слишком близко к старому гнезду.

Когда старая матка улетит, из своих ячеек появляются новые матки. Обычно первая покинувшая ячейку матка убивает тех, которые еще находятся в ячейках. Если две матки появляются одновременно, они начинают сражаться, пока одна из них не будет убита. Спустя несколько дней новая матка вылетает из гнезда, чтобы спариться с несколькими трутнями. Затем она возвращается в гнездо и начинает свою яйцекладочную деятельность.

Число трутней невелико, и большую часть времени они проводят в гнезде, ничего не делая. В солнечный день после полудня они могут вылететь из гнезда, чтобы посетить места, где обычно происходит спаривание. Как правило, эти места находятся в 20–30 м над землей и представляют собой просто воздушное пространство около 20 м в диаметре. Для спаривания пчелы из года в год используют одни и те же места, даже если трутни не переживают зимы, а новые матки никогда ранее не посещали этих мест. Как пчелы находят эти места, остается загадкой. Трутни гонятся за прилетевшими матками, и тот из них, которому повезет догнать матку, спаривается с ней и вскоре после этого погибает. Большинству трутней никогда не удается спариться; с наступлением осени их изгоняют из гнезда.

В середине лета пчелы начинают готовиться к зиме. Размер их колонии увеличивается медленно. Рабочие пчелы определенное время посвящают выращиванию молодежи, однако большая часть их времени и энергии уходит на сбор и запасание пищи на зиму. Каждая рабочая пчела последовательно выполняет ряд функций. Вначале она занята чисткой ячеек, но когда у нее разовьются мандибулярные железы, она начинает кормить матку и ее потомство. Когда у рабочей пчелы начинают функционировать восковые железы, она вместе с другими заделывает ячейки и строит соты. Примерно в трехнедельном возрасте эта пчела начинает заниматься сбором пищи, а в

возрасте около шести недель она обычно погибает от «износа» и чрезмерного утомления.

23.2. Пищедобывательное поведение медоносной пчелы

Пчеле-разведчице, занятой поиском пищи, приходится решать невероятно сложную задачу. Она должна вылететь из гнезда и вести поиск пищи. Она должна распознать подходящие источники пищи. Затем она должна зафиксировать в памяти свое местонахождение по отношению к гнезду. Она должна совершить обратный путь к гнезду и по возвращении сообщить о результатах своего поиска другим рабочим пчелам, а также убедить их полететь и собрать корм из только что обнаруженного источника. Как и у шмелей (гл. 24), все это должно быть выполнено самым экономичным путем, с учетом качества пищи и ее удаленности от улья.

Медоносные пчелы «пасутся» прежде всего на тех растениях, цветки которых содержат много пыльцы и выделяют сладкий нектар. Цветки многих видов растений предназначены для того, чтобы привлекать пчел и других насекомых, служащих переносчиками пыльцы от одного растения к другому и осуществляющих таким образом перекрестное опыление. Некоторые цветки открываются только в определенное время суток; поэтому пчелы должны научиться не только тому, какие растения выделяют нектар, но и тому, в какое время и в каком месте его можно добыть. Первый вопрос, на который нам нужно ответить, — это каким образом пчелы распознают подходящие растения?

Когда медоносная пчела-сборщица обнаружит источник пищи, она может оказаться далеко (до 10 км) от гнезда. Она должна вернуться к гнезду, чтобы информировать других рабочих пчел о своей находке. Для этого пчела должна использовать информацию о направлении к гнезду, даже если она летела от него весьма окольным путем. Второй вопрос, который мы должны здесь рассмотреть, — это каким образом пчелы ориентируются?

Вернувшись в гнездо, пчела-разведчица должна сообщить другим рабочим пче-

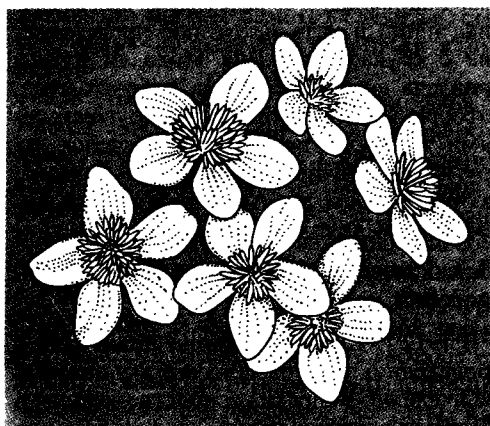
лам направление и расстояние до источника пищи и дать некоторое представление о ее качестве. Для этого ей нужно привлечь внимание других рабочих пчел, которые в это время заняты другими делами или уже получили сообщение от других разведчиц. Наш третий вопрос: каким образом пчелы обмениваются информацией друг с другом?

23.3. Распознавание пчелами нужного растения

В 1912 г. Карл фон Фриш приступил к проведению экспериментов с медоносными пчелами. Вопреки господствовавшим в то время представлениям он полагал, что медоносные пчелы, вероятнее всего, должны обладать цветовым зрением. Иначе зачем растениям столь красочные цветки? Фон Фриш обнаружил, что пчелы быстро научаются посещать поставленное около улья блюдечко с раствором сахара, из которого они получали сироп и уносили его в улей. Затем он помещал это блюдце на лист цветной бумаги. После того как пчелы несколько раз посетили это блюдце, он разложил на экспериментальном столике много листов цветной бумаги и бумаги серого цвета, различавшегося по своей интенсивности. Оказалось, что пчелы разыскивали пищу только на листах соответствующего цвета, демонстрируя тем самым, что они способны отличать различные цвета от оттенков серого тона. Фон Фриш обнаружил также, что пчелы оказываются не в состоянии отличать красный цвет от серого, но обнаруживают разницу между листьями серой бумаги, изготовленной на различных фабриках. Дальнейшие исследования показали, что некоторые листы бумаги сильнее отражали ультрафиолетовый свет, чем другие, и что пчелы способны это ощущать.

Теперь мы знаем, что медоносные пчелы обладают хорошо развитым цветовым зрением, которое отличается от нашего тем, что они не воспринимают красного цвета. Однако пчелы воспринимают ультрафиолетовые лучи, к которым глаз человека совершенно нечувствителен. Фон Фриш обнаружил, что на многих цветках имеются особые метки, названные ука-

А



Б

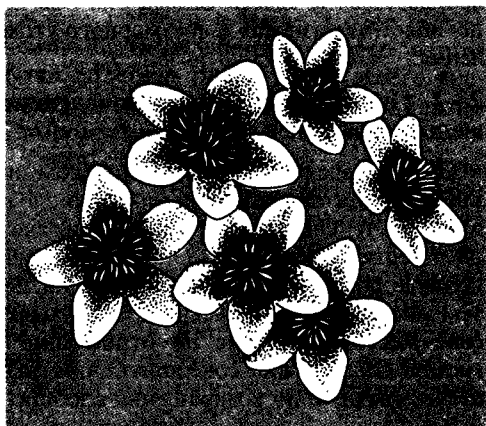


Рис. 23.2. Цветки, которые при дневном свете кажутся нам белыми (А), имеют характерный рисунок (так называемые указатели нектара), если рассматривать их в ультрафиолетовом свете (Б). Пчелы воспринимают ультрафиолетовый свет и реагируют на указатели нектара.

затемлями нектара. Некоторые из этих меток можно увидеть только в ультрафиолетовом свете (рис. 23.2); поэтому человек их обычно не различает, а пчелы их хорошо видят.

Когда медоносные пчелы разыскивают пищу, они охотно садятся на цветные предметы, имеющие очертания цветка. Используя пищевое подкрепление, их можно научить садиться на предметы определенной формы, однако они предпочитают приземляться на модели, имеющие радиальный рисунок и неровный, изломанный контур. В экспериментах с указателями нектара было показано, что для медоносной пчелы имеют значение малейшие детали в рисунке цветка (Manning, 1956). Существует группа орхидей, у которых цветки имитируют запах и внешность определенного вида пчел. Пытаясь «спариться» с цветком такой орхидеи, самцы опыляют его (Baerends, 1950).

23.4. Ориентация у медоносных пчел

Когда пчела вылетает из улья в поисках новых источников пищи, она совершает полет по извилистой траектории, посещая различные возможные участки для сбора пищи. В улей же она летит по прямой, не повторяя маршрута пройденного пути. Было высказано предположение, что пчела сохраняет в памяти картину каждого

звена своего «изломанного» пути, измеряя длину этого звена по затраченной энергии, а направление этого звена — по величине угла, который оно составляет по отношению к ориентирам на местности и к солнцу.

Заставляя пчел направляться к источнику пищи вдоль своеобразного туннеля (рис. 23.3), Линдауер (Lindauer, 1963) имел возможность управлять дальностью их обратного полета. Он обнаружил, что пчелы способны правильно оценивать энергию, затраченную на полет от улья к пище, каким бы путем они ни возвращались назад (длинным или коротким). Фон Фриш показал, что пчелы, к которым прикрепляли 55-миллиграммовые грузики (или же увеличивали их «поклажу» с помощью кусочка фольги), переоценивали дальность полета из-за того, что затрачивали больше энергии.

При исследовании значения наземных ориентиров фон Фриш и Линдауер (1954) обучали пчел летать в определенном направлении, давая им мед в качестве вознаграждения. В одном из таких экспериментов маршрут полета пролегал вдоль кромок соснового леса, протянувшейся с севера на юг. Когда обучение пчел закончилось, их подвергли испытанию около опушки такого же леса, но на этот раз линия опушки простиралась с запада на восток (рис. 23.4). Большая часть пчел

летела вдоль края леса, и лишь некоторые выбирали «правильное» направление на юг. Наземные ориентиры оказываются наиболее эффективными, когда они образуют линию, которая ведет прямо к пище. Растущие посреди поля деревья могут не приниматься в расчет (рис. 23.5), хотя они, казалось бы, могли служить полезными ориентирами.

Как только пчела-разведчица обнаружит источник пищи, она летит прямо домой. Простой эксперимент показывает, что разведчица использует солнце в качестве компаса. Пчел приучили к кормушке, а затем эту кормушку передвигали на новое место в тот момент, когда некоторые пчелы получали из нее сироп. При возвращении домой эти пчелы летели в том направлении, которое было бы правильным, если бы кормушка оставалась на прежнем месте. Если прилетевших пчел задержать в кормушке на достаточно долгое время, чтобы солнце на небосклоне заметно сместилось, то они все равно будут лететь к улью в правильном направлении, показывая тем самым, что у них есть солнечный компас, который работает с поправкой на время (рис. 23.6).

Часто пчелы могут оказаться в такой ситуации, где нет никаких подходящих наземных ориентиров, а солнце спрятано за облаками. В этих условиях они тем не менее могут лететь в направлении дома, демонстрируя таким образом свою способность использовать некоторые другие ориентиры для навигации. Как мы уже видели (гл. 14), пчелы чувствительны к плоскости поляризации солнечного света в ультрафиолетовой области спектра.

Фон Фриш рассматривал различные части неба с помощью фильтра в форме восьмигранника, составленного из восьми треугольных кусков поляроида (рис. 23.7), и видел различные типы распределения яркости этих треугольников даже тогда, когда солнце было закрыто облаками. Картина поляризации света на небе является симметричной относительно солнца, поскольку находящиеся в атмосфере частицы рассеивают солнечный свет. Благодаря этому пчелы могут ощущать направление на солнце даже тогда, когда оно закрыто облаками. Однако такая ин-

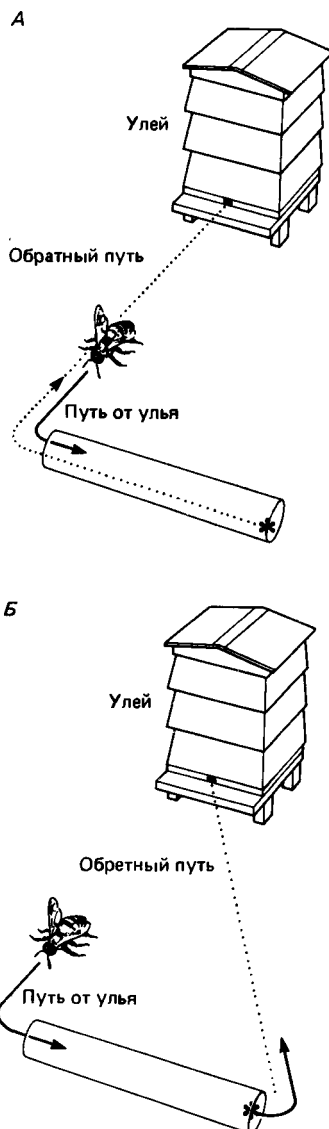


Рис. 23.3. Эксперименты Линдауера, в которых изучались энергетические затраты пчелы во время полета от улья к источнику пищи. На рис. А пчела проделывает длинный обратный путь, на рис. Б короткий. В обоих случаях путь от улья к пище один и тот же, и когда пчела возвращается в улей, она сообщает об этом посредством танца.

формация может быть неопределенной, особенно если животное видит небольшой участок неба, как это случается с примитивными пчелами в лесах Африки.

Пчеле достаточно видеть лишь неболь-

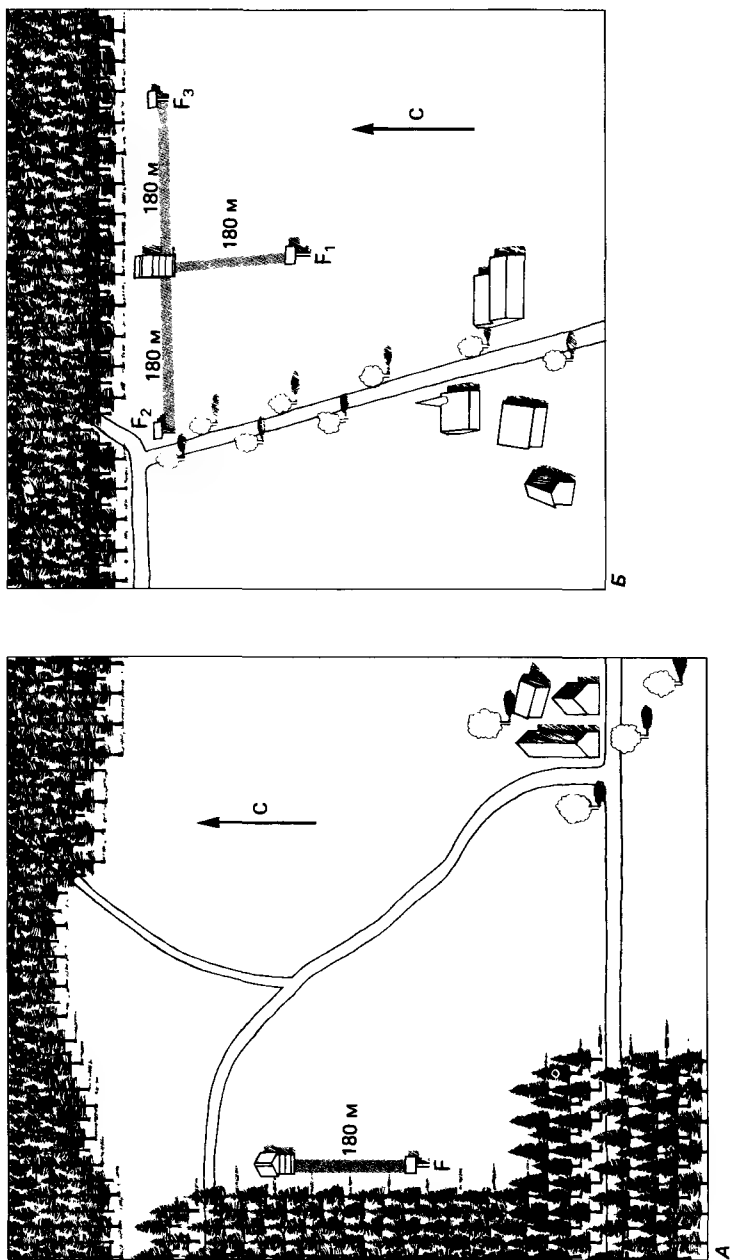


Рис. 23.4. Эксперименты для выяснения роли линейных ориентиров при ориентации пчел. А. Пчелы были приучены летать к столбу с пищей F вдоль идущего с севера на юг края сосновой роши. Б. После этого пчел тестировали вблизи опушки, идущей в восток на запад, где им предлагали на выбор три столба с пищей F_1 , F_2 и F_3 . Большинство пчел выбирало путь в направлении восток-запад, вдоль опушки леса, хотя они были приучены летать в направлении север-юг. (По Lindauer, 1961.)

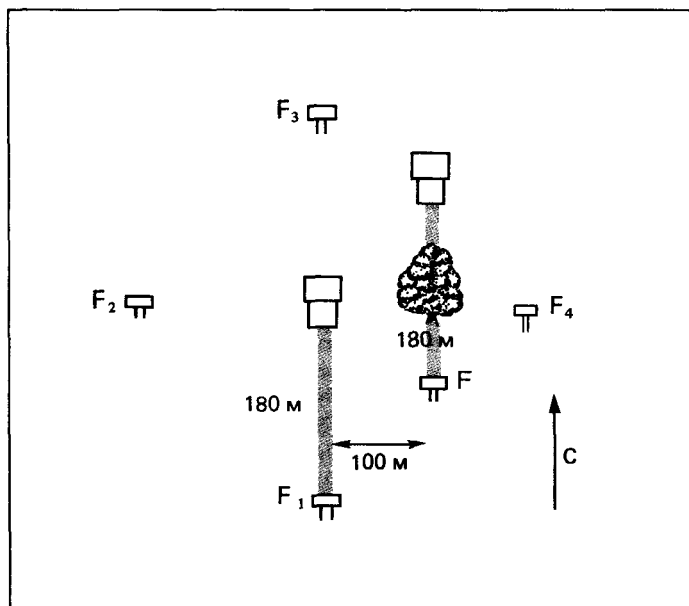


Рис. 23.5. Пчел приучили летать мимо дерева к столу с пищей F . Когда улей перенесли к западу от дерева, пчелы не обращали внимания на дерево и летели на юг. (По Lindauer, 1961.)

шой клочок неба; однако обычно на небе бывают два одинаковых на вид участка, расположенных симметрично по отношению к солнцу. Пчелы выходят из этого положения таким образом, что ведут себя, как будто бы они видят участок неба, расположенный справа от солнца. Такое допущение может иногда приводить к ошибкам, но если все пчелы постоянно используют одно и то же допущение, то ошибки будут взаимопогашаться. Эту

проблему можно разрешить и в том случае, если знать, где должно находиться солнце в любое время дня. Подобно многим другим насекомым, пчелы обладают внутренними часами, которые запускаются «генератором хронизирующих импульсов» (см. гл. 16). Было высказано предположение, что, поскольку пчелы-работницы проводят много времени в темноте улья, этот генератор учитывает не время восхода и заката солнца, как у некоторых

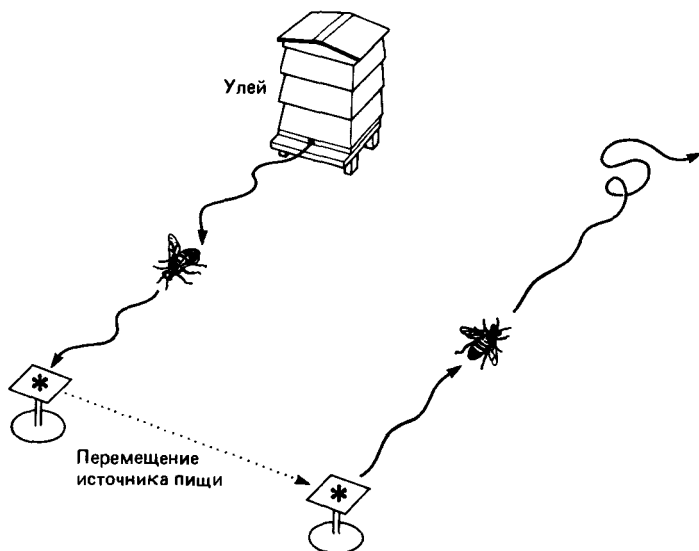


Рис. 23.6. Когда пчел запирают в кормушке на несколько часов и в это время переносят кормушку, то после освобождения пчелы летят в правильном направлении. Это показывает, что они способны делать поправку на изменение положения солнца во времени.

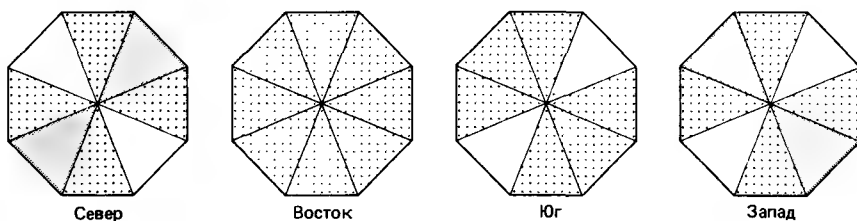


Рис. 23.7. Четыре различные картины распределения яркости, которые можно видеть в одно и то же время дня, если разглядывать разные участки неба через восьмиугольный фильтр, составленный из восьми кусков поляроида. Плотность серого тона соответствует яркости свечения. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

других животных, а суточные изменения магнитного поля земли. Известно, что пчелы чувствительны к магнитным полям, и во время магнитных бурь их чувствование времени нарушается (Gould, 1980).

23.5. Коммуникация у медоносных пчел

Фон Фриш наблюдал поведение пчел в специально сконструированном улье со стеклянными стенками и обратил внимание на то, что возвращающиеся в улей пчелы-сборщицы исполняют танцы, которые привлекают внимание других пчел. Он выделил два типа танца: круговой (рис. 23.8) и виляющий (рис. 23.9). Сначала он думал, что круговой танец сообщает о наличии нектара, а виляющий — о наличии пыльцы, но позднее понял, что это неверно. Оказалось, что виляющие танцы, которые исполняют пчелы-развед-

чицы по возвращении от источников пищи, находящихся на различном расстоянии и в разных направлениях от улья, отличаются друг от друга.

Пчелы исполняют этот танец на вертикальных сотовых пластинках в темноте улья. Угол, составленный осью танца и вертикалью (рис. 23.10), соответствует углу между направлением на пищу и направлением на солнце. По мере того как солнце продвигается на запад, ось танца поворачивается против часовой стрелки. Продолжительность виляющей фазы танца соответствует расстоянию между пищей и ульем. Круговой танец — это упрощенный виляющий танец, который показывает, что пища находится настолько близко, что никакие виляния не нужны. Как мы увидим в гл. 26, различные географические расы пчел имеют различные танцевальные диалекты. Более примитивные медоносные пчелы тропических ши-

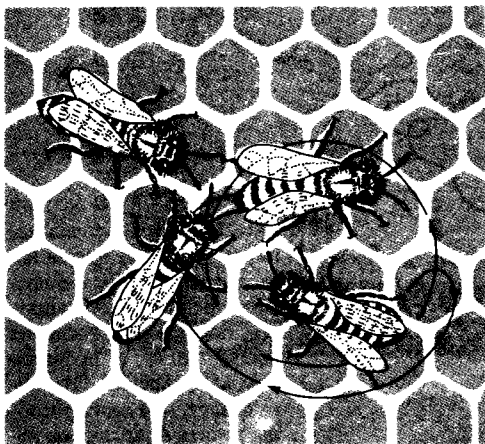


Рис. 23.8. Круговой танец.

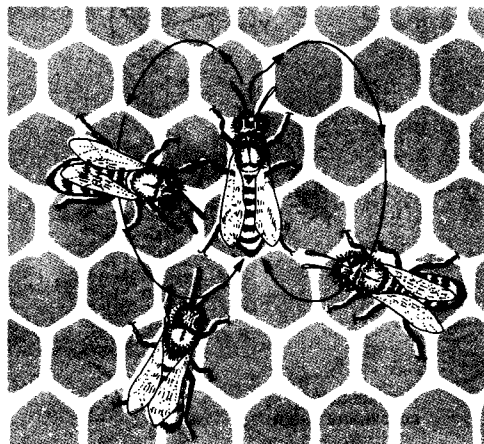


Рис. 23.9. Виляющий танец.

рот исполняют свои танцы на горизонтальной поверхности, образованной верхушкой гнезда, причем ось их танца указывает направление на источник пищи. То же самое происходит, когда пчел из умеренной климатической зоны принуждают исполнять свой танец на горизонтальной поверхности.

Вернувшиеся разведчицы привлекают других рабочих пчел с помощью определенной демонстрации (рис. 23.11), во время которой они машут крыльями и выделяют феромон «привлечения». Но это происходит только в том случае, если обнаруженный ими источник пищи отличается высокими ценностными качествами. Пчела-сборщица определяет эту ценность по расстоянию от улья и по качеству пищи в сравнении с пищей из других источников. Чем дальше пища от улья, тем слаще она должна быть, чтобы заставить пчелу танцевать и привлечь других пчел. Весной и ранним летом, когда вокруг обычно много пищи, данный источник может вызвать «привлечение» пчел только в том случае, если пища там действительно сладкая. Поздним летом и осенью, когда пищи становится недостаточно, пчел будет привлекать даже пища невысокого качества. Каким образом рабочие пчелы извлекают информацию из виляющего танца разведчицы, не вполне понятно. Вернувшаяся разведчица приносит в улей следы пахучего вещества с цветков, которые она посетила. Другие рабочие пчелы собираются толпой вокруг танцующей пчелы, воспринимают этот запах, быстро его запоминают, чтобы потом использовать память об этом запахе, когда они окажутся вблизи того места, где находится пища. Кроме запаховых раздражителей пчелы, вероятно, используют и звуковые сигналы, которые издает танцующая пчела в темноте улья. Во время виляющей фазы танца пчела издает звуковые импульсы с частотой, которая примерно в 2,5 раза больше частоты ее виляющих движений (Wenner, 1962, 1964). Этот звук, вероятно, является дополнением к частоте виляющих движений, а все вместе воспринимается сгрудившимися вокруг рабочими пчелами как информация о расстоянии до источника пищи.

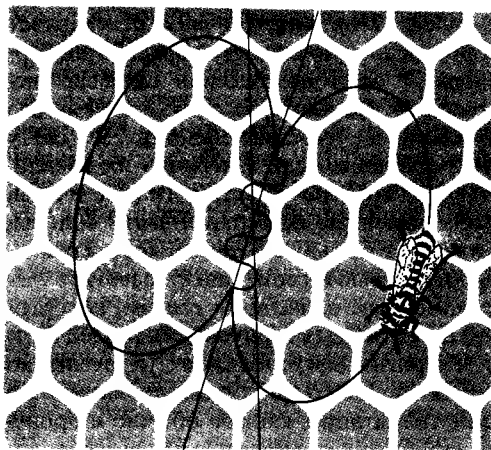
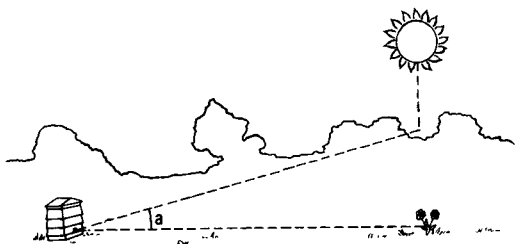


Рис. 23.10. Виляющий танец медоносной пчелы. Угол между осью танца и вертикалью соответствует угловому расстоянию между источником пищи и солнцем.

Некоторые исследователи полагали, что танец не играет существенной роли в привлечении пчел-сборщиц. Основную роль они отводили прежде всего обонятельным сигналам, как это происходит у



Рис. 23.11. Демонстрация «привлечения» у медоносной пчелы. (По фотографии из работы Gould, 1982.)

некоторых других общественных насекомых. Большая часть данных в ранних экспериментальных исследованиях фон Фриша согласуется с этой интерпретацией. В определенных ситуациях медоносные пчелы действительно полагаются на запах при установлении точной локализации пищи. Однако, как было убедительно показано в более поздних экспериментах фон Фриша и других исследователей (Gould, 1976), танец пчел представляет собой основную систему передачи информации о местонахождении пищевых источников. Например, можно в восемь раз уменьшить чувствительность к свету пчел-сборщиц, если зачернить их оцелли. *Оцелли* — это три простых глазка пчелы, расположенные на верхней части головы. Если вертикальные соты, на которых пчелы исполняют свой танец, осветить искусственным солнечным светом, который не могут увидеть вернувшиеся разведчицы с зачерненными оцеллями, то пчелы во время танца будут ориентироваться по силе гравитации, как это обычно и происходит. Однако привлекаемые разведчицами интактные пчелы будут реагировать на искусственное солнце; а это дает экспериментатору средство, с помощью которого он может управлять процессом интерпретации танца пчелами-зрителями. Изменяя положение искусственного солнца, этих пчел можно было заставить отправиться в том направлении, которое задавал экспериментатор. Этот эксперимент показывает, что привлекаемые танцем рабочие пчелы полагались именно на танец, чтобы получить информацию о расстоянии до пищи и направлении на нее.

По мнению Гоулда (Gould, 1976), коммуникация у пчел потребовала так много времени для ее анализа и вызвала столько споров, потому что она представляет собой очень сложное явление. Мало того, что пчелы-разведчицы имеют изощренную систему сигнализации с помощью танцев — если лишить этих пчел возможности использовать такой вид коммуникации, они зачастую могут возвратиться к системе мобилизации сборщиц при помощи запаха. Они могут ориентироваться не только по прямому солнечному свету, но и по характеру поляризации солнеч-

ного света. Исполняя свой танец в темноте улья, пчелы могут использовать вместо направления на солнце направление сил гравитации. Когда пчелы находятся внутри улья или когда экспериментатор помещает их в ловушку, внутренние часы пчел могут заменить им непосредственное наблюдение за движением солнца. Создается впечатление, что у пчел есть выход из любого положения. Как мы увидим дальше, этот род планирования с учетом всех возможных неожиданностей и есть ключ к пониманию сложного поведения животных, которые на первый взгляд кажутся нам довольно примитивными.

23.6. Организация сложного поведения

В областях с умеренным климатом медоносные пчелы-сборщицы живут в условиях постоянно меняющейся внешней среды. Когда пчела вылетает из улья и начинает свой поиск, солнце может быть хорошо видно, а может быть и закрыто облаками. Цветки, которые раньше были богаты нектаром, теперь могут быть закрыты, могут уже увянуть или их могут съесть какие-либо животные. Запахи, о которых помнили пчелы после последнего полета, могут исчезнуть или смешаться с целым морем новых запахов.

Мы можем представить себе компьютерную программу, предназначенную для того, чтобы воспроизвести случайности, подобные тем, с которыми встречается пчела-сборщица. Когда пчела вылетает на разведку в поисках пищи, программа задает серию вопросов, построенную таким образом, что содержание очередного вопроса зависит от того, какой ответ был дан на предыдущий вопрос. Конечный результат зависит от результата предыдущей стадии и т.д. Такого рода программу можно заложить в простую логическую сеть, специально предназначенную для решения конкретной задачи. Не исключено, что поведение пчелы в определенной степени организовано именно таким образом.

Однако поведение медоносной пчелы сложнее, чем простая программа по схеме ЕСЛИ — ТО. Пчелы способны адаптиро-

ваться к новым обстоятельствам посредством научения. Мензел (Menzel, 1979) исследовал вопрос о том, каким образом пчела запоминает цветовые характеристики источника пищи. Он изменял окраску искусственных цветов на разных стадиях посещения их пчелами, т.е. на стадиях приближения, приземления, питания и отлета от цветка. Оказалось, что пчелы запоминают окраску какого-либо цветка в последние две секунды перед тем, как опуститься на него. Пчела запоминает расположение наземных ориентиров только тогда, когда улетает от цветка. Если наземные ориентиры удалить, пока пчела собирает нектар, и вновь поставить их на место, когда пчела улетит, она будет неспособна вспомнить их, несмотря на то что они находились на месте, когда пчела приближалась к цветку. Таким образом, создается впечатление, что запоминание пчелами цвета и наземных ориентиров тесно связано с определенными фазами их пищедобывательного поведения. Подобным же образом пчелы каждый день, вылетая из улья, запоминают его расположение. Если день ото дня изменять внешний вид улья или окружающих его растений, то это никак не будет беспокоить пчел. Но если улей передвинуть в сторону на какой-нибудь метр в то время, когда пчелы улетели за взятком, то по возвращении им будет очень трудно его отыскать.

Фон Фриш показал, что пчелы способны чрезвычайно быстро запоминать запахи цветков и различать запах одного цветка среди 700 других запахов. Соответственно более медленно запоминаются окраска, форма, местонахождение и время раскрытия цветка. Если запах знакомого искусственного цветка изменить, то пчела быстро запомнит новый запах, однако цвет, форму и другие признаки цветка, которые оставались неизменными, пчела должна будет запомнить заново (Menzel, Erber, 1974). Другими словами, складывается впечатление, что пчелы-добытчицы запоминают все признаки цветка (запах, форму, окраску, местоположение и т.д.)

как единый комплекс. Если в эксперименте изменить только один запах, то пчела должна будет переучиваться и вновь запоминать весь комплекс признаков цветка. Таким образом, представляется вероятным, что научение у пчел запрограммировано. Это означает, что запоминание конкретных ориентиров происходит только во время определенных поведенческих реакций, а именно когда пчела вылетает из улья, приближается к цветку или улетает от него.

Чтобы объяснить поведение пчелы, нам не нужно приписывать ей какие-то специальные психические свойства или когнитивные способности. Мы попытаемся объяснить его с точки зрения набора неких «процедурных» правил. Однако этот вопрос может оказаться гораздо более сложным, если нам понадобится охватить весь поведенческий репертуар животного. Более того, всегда существует такая возможность, что будут вскрыты какие-то новые свойства поведения медоносной пчелы, которые заставят нас отказать от объяснения его как основанного на жесткой программе. Современный уровень наших знаний не позволяет наделять пчел психическими способностями это кажется просто фантастическим. Когда же мы переходим к изучению более сложных животных, ситуация представляется не такой простой.

Поведение многих позвоночных животных значительно сложнее поведения медоносной пчелы. Вместе с тем многие поведенческие реакции позвоночных достаточно стереотипны. Быть может, как полагают Гоулды (Gould, Gould, 1982), психические способности позвоночных переоцениваются и между ними и медоносными пчелами не существует такой уж большой пропасти. В следующих главах мы рассмотрим этот вопрос с различных точек зрения. Однако, обсуждая гораздо более сложные аспекты поведения позвоночных, мы не должны ни на минуту забывать о сложном поведении медоносных пчел.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Медоносные пчелы, кажущиеся нам примитивными животными, дают много примеров сложного поведения.
2. Для добывания взятка пчелы должны владеть сложнейшим искусством навигации, основанной на распознавании наземных ориентиров, использовании солнца в качестве компаса, поляризованного света в пасмурную погоду, а также магнитного поля Земли.
3. Пчелы узнают цветки, используя обоняние, цветовое зрение и способность распознавать зрительные образы.
4. Передавая информацию о новых источниках пищи другим пчелам, разведчицы способны сообщить расстояние до этих источников и направление на них.
5. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что сложное поведение пчел представляет собой результат последовательного применения простых жестко запрограммированных правил.

Рекомендуемая литература

- Frisch K. von*, 1967. The Dance Language and Orientation of Bees, Cambridge, Massachusetts, Belknap.
- Lindauer M.*, 1961. Communication Among Social Bees, Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press.

Оптимальность как результат эволюции

Многие животные и растения кажутся идеально «сконструированными» для выполнения своих функций или достижения своих целей. Дарвин понимал, что возникновение столь явно совершенных адаптаций можно объяснить с точки зрения естественного отбора. В настоящее время большинство биологов согласны с тем, что теория естественного отбора адекватно объясняет даже самые сложные адаптации (Cain, 1964), хотя некоторые исследователи (например, Gould, Eldredge, 1977; Gould, 1980) все еще спорят с этим. Эта глава посвящена ряду проблем, которые возникают, если рассматривать поведение как результат эволюционного развития. Сначала мы обсудим закономерности оптимальной организации пищедобывательного поведения животного, т.е. тему, в которой весьма отчетливо выступают многие из указанных проблем, а затем рассмотрим вопрос о том, каким образом можно справиться с этими проблемами

Во времена Дарвина, чтобы опровергнуть теорию естественного отбора, часто прибегали к телеологическим аргументам. Ученые говорили, что с помощью такого пассивного и случайного механизма, каким представляется естественный отбор, нельзя объяснить очевидной целесообразности, присущей функциональной организации животных и растений. В своих аргументах телеологи использовали понятия цели или намерения для объяснения тех явлений, которые, казалось, невозможно было объяснить по-другому. В настоящее время телеологическую философию уже не считают пригодной при обсуждении проблем эволюции или закономерностей функционирования живого (Woodfield, 1976). Однако, как мы уви-

дим в гл. 26, эта философия все еще играет значительную роль, когда речь идет о цели при обсуждении целенаправленного поведения отдельных организмов.

В последние годы в биологическом мышлении важную роль стало играть представление о запланированности (the notion of design), поскольку мы теперь понимаем, что естественный отбор — это формирующий агент. Современная эволюционная теория подразумевает, что животные стремятся приобрести такие свойства, которые гарантируют им, что в определенных стабильных условиях они не окажутся в худшем положении по сравнению с другими животными, с которыми они конкурируют. Иными словами, обитая достаточно долго в условиях стабильной среды, животные стремятся приобрести те свойства, которые в существующих условиях будут оптимальными. Это совсем не означает, что каждое животное прекрасно адаптировано ко всем условиям, поскольку все индивидуумы различаются между собой генетически и поскольку многих из них конкурирующие особи вытесняют из наиболее благоприятных местообитаний, к которым они были лучше всего приспособлены.

24.1. Оптимальное пищедобывательное поведение

Многие животные способны выбирать из различных видов пищи ту, которая соответствует их физиологическим потребностям. Но для того чтобы получить пищу, животные должны расходовать энергию. Кроме того, им приходится тратить ценное время, расходовать такие физиологические «товары», как тепло и

вода, а также подвергать себя опасности, рискуя быть съеденным хищником. Поэтому представляется очевидным, что способы добывания пищи неравноценны, если их рассматривать с точки зрения общей приспособленности животного.

Рассматривая процесс добывания пищи в этом аспекте, мы сначала должны выделить и охарактеризовать несколько основных эволюционных стратегий. Как было отмечено в гл. 7, иногда полезно считать, что животные намеренно используют стратегию, направленную на увеличение будущего представительства своих генов, хотя по сути такая эволюционная стратегия является всего лишь пассивным результатом естественного отбора. Подобно тому как мы можем говорить о стратегиях оборонительного и репродуктивного поведения, мы можем говорить и о стратегиях добывания пищи. Так, например, для некоторых видов животных характерна стратегия «сидеть и ждать», чтобы напасть на жертву из заранее выбранного укрытия. Одни виды охотятся, подкарауливая добычу, другие — преследуют ее. Приведем более конкретный пример. Весьма распространены случаи, когда для получения пищи один индивидуум (*попрошайка*) извлекает пользу из пищедобывательных усилий другого индивидуума (*поставщика*). Такие взаимоотношения могут наблюдаться как между двумя особями различных видов, так и между особями одного и того же вида [см., например, обзор по клептопаразитизму (выклянчиванию) у птиц, опубликованный Брокманом и Барнардом (Brockmann, Barnard, 1979)]. В данном случае такие взаимоотношения в принципе мало чем отличаются от некоторых стратегий полового поведения, о которых говорилось в гл. 10, когда самцы более низкого ранга спаривались с самками украдкой от доминантов.

Барнард и Сибли (Barnard, Sibly, 1981) исследовали альтернативные стратегии при добывании пищи в группе живущих в неволе домовых воробьев (*Passer domesticus*). Оказалось, что в этом случае поставщики получают большую часть своей пищи за счет активного добывания мучных червей, предлагаемых экспериментато-

ром. Что касается попрошайек, то они получают большую часть пищи, копируя поведение активно питающихся птиц или постоянно следуя за ними, вместо того чтобы самим активно разыскивать пищу. Иногда попрошайка выхватывал пищу у поставщика. Рассуждая теоретически, мы должны были бы ожидать, что «выигрыш» попрошайек должен увеличиваться с ростом числа поставщиков, поскольку увеличивается возможность паразитировать на них. Выигрыш поставщиков, напротив, должен уменьшаться с ростом числа попрошайек, поскольку у поставщиков становится меньше шансов извлечь выгоду из своих усилий, потраченных на добывание пищи.

Ситуация такого рода сама наталкивает на мысль проанализировать ее с позиций эволюционно стабильных стратегий (см. гл. 7), что и было сделано Барнардом и Сибли. Эти авторы обнаружили, что отдельные птицы не сменяют оппортунистически свою стратегию в соответствии со структурой стаи как целого. Попрошайки питаются лучше в том случае, когда поставщиков больше, однако при значительном превышении числа поставщиков питание попрошайек ухудшается. Вероятно, это происходит потому, что большое число поставщиков очень быстро уничтожает имеющуюся в наличии пищу.

Чтобы провести количественный анализ стратегии добывания пищи, необходимо допустить, что поведение животного предназначено для того, чтобы максимизировать некую величину. В том анализе, который провели Барнард и Сибли, в качестве выигрыша фигурировало число мучных червей, съеденных птицей за 10 мин. Иначе говоря, они предположили, что птицы максимизируют скорость потребления пищи. Совершенно очевидно, что такое допущение не вполне правомерно, поскольку можно было учесть и другие факторы, которые влияют на приспособленность животного в случае выбора той или иной стратегии. В частности, могут различаться «стоимости» этих двух стратегий. Однако, чтобы провести анализ такого типа, часто бывает удобно принять достаточно простой показатель приспособленности, например скорость

получения пищи, или некую меру эффективности пищедобывания.

Когда хищник ловит свою жертву, ему приходится платить цену в виде времени, потраченного на то, чтобы поймать и съесть ее. Такое время часто называют временем «взаимодействия» (handling time). Эта цена с лихвой окупается за счет чистой энергетической стоимости добычи, т.е. валовой ценности минус энергия, затраченная на поимку жертвы и ее переваривание. Рентабельность жертвы представляет собой чистую энергетическую стоимость, деленную на время взаимодействия. Когда животное имеет возможность выбирать добычу, то можно предположить, что оно выберет наиболее рентабельную жертву. Например, в одном исследовании (Werner, Hall, 1974) ушастому окуню (*Lepomis macrochirus*) представлялась возможность охотиться в большом аквариуме на водяных блох-дафний (*Daphnia*). Исследователи обнаружили, что при низкой плотности жертвы рыбы не проявляют никакого предпочтения по отношению к мелким, средним или крупным дафниям. Однако при изобилии дафний рыбы выбирают из них самых крупных и наиболее рентабельных, игнорируя мелких. Этого результата можно было бы ожидать, если исходить из модели рентабельности, показанной на рис. 24.1. Правда, это можно объяснить и по-другому, а именно: рыба хватается любую дафнию, которая в данный момент кажется ей самой крупной (O'Brien et al, 1976). Ближайшая к ней дафния может показаться ей по размерам больше, чем более крупная, но находящаяся дальше от нее. По мере возрастания плотности дафний рядом крупных дафний. Выбирая каждый раз добычу, которая выглядит крупнее, рыба может вести себя таким образом, как это предсказывает модель рентабельности. Заметим, однако, что эта модель отражает, что именно должно произойти в данной ситуации, а модель «брать самую большую» описывает правило, которым рыба может реально пользоваться.

Госс-Кастард (Goss-Custard, 1977a) исследовал пищедобывательное поведение травника (*Tringa totanus*), болотной пти-

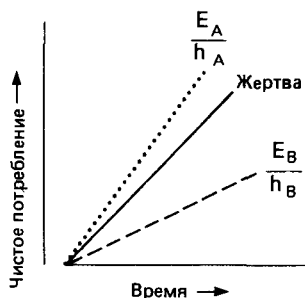


Рис. 24.1. Простая модель оптимального пищедобывательного поведения. Каждый тип жертвы (A или B) характеризуется его рентабельностью E/h (чистый пищевой «доход» на единицу времени, затраченного на поимку и поедание жертвы). Точками и штрихами вычерчены графики, крутизна которых отражает вероятные значения показателя для каждого типа жертвы. Если хищник поедает только более рентабельные жертвы, его поведение описывается сплошной линией. Если крутизна меньше, чем крутизна пунктирной линии, поскольку хищнику приходится тратить время еще и на поиск более крупной жертвы. Если крутизна сплошной линии равна крутизне штриховой линии или меньше ее, то это означает, что для хищника имеет смысл поедать более мелкую добычу. Таким образом, по мере того как более крупные жертвы становятся все более редкими, сплошная линия поворачивается по часовой стрелке, и животное переключается на менее рентабельную добычу.

цы, которая добывает пищу по берегам рек и на болотах. Он обнаружил, что когда эти птицы питаются исключительно червями полихетами (*Nereis diversicolor* и *Nephtys hombergi*), они, как правило, не обращают внимания на мелких червей, а собирают тех, которые по размеру превышают некоторую величину. Эта величина зависит от того, как часто птицы находят более крупных червей, и не зависит от того, как часто им встречаются мелкие. Полученные Госс-Кастардом данные согласуются с представлениями о том, что стратегия добывания пищи у травника направлена на максимизацию энергетической рентабельности, т.е. травник выбирает червей, которые обеспечивают ему получение наибольшего количества энергии на единицу энергии, затраченной на добывание пищи. Мелкие черви приносят не столь большую при-

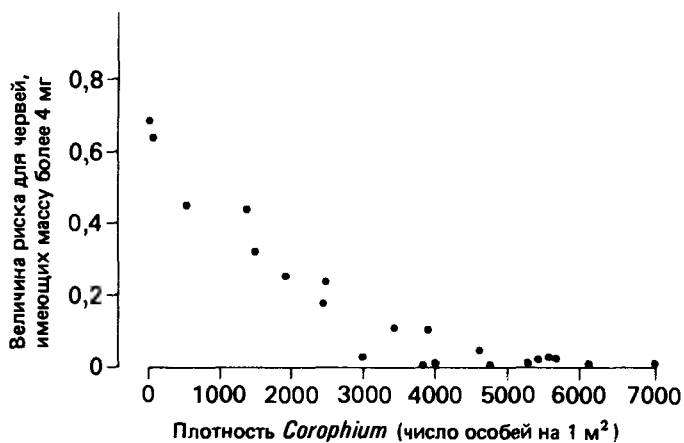


Рис. 24.2. Показатель риска быть съеденным травником для червей-полихет как функция от плотности *Corophium* на данном участке территории. Каждая точка изображает усредненную величину показателя риска, полученную при исследовании определенного участка. (По Goss-Custard, 1977b.)

быль из-за того, что у них низкая отдача чистой энергии в пересчете на время, затраченное на их добывание.

Если проводить анализ с точки зрения «ценности», эти результаты могут привести к заключению, что травник принимает решение о том, какую добычу использовать в пищу, на основе оценки энергетического баланса. Однако Госс-Кастард (1977b) обнаружил еще и следующее: если в распоряжении птицы кроме полихет были еще и бокоплавы *Corophium*, то птицы предпочитали *Corophium* (рис. 24.2). Можно было предположить, что в тех условиях, где обычно живет *Corophium*, труднее отыскать полихет, но Госс-Кастард мог не принимать в расчет такую возможность, поскольку, как было им обнаружено, некоторые птицы предпочитают только червей, тогда как большая их часть поедает *Corophium*. На основе своего предыдущего исследования Госс-Кастард высказал гипотезу о том, что когда травник поедает *Corophium*, он достигает более высокой скорости поступления «чистой» энергии, чем тогда, когда питается полихетами. Однако когда он стал анализировать энергетическую ценность добычи (табл. 24.1) и затраты энергии на получение добычи (табл. 24.2), оказалось, что, питаясь исключительно червями, птица должна была бы получить в 2–3 раза больше энергии в минуту, чем она получала, питаясь *Corophium*. Совершенно ясно, что при наличии *Corophium* пищедобывательное поведение травника определяет не одна энергия. По всей ве-

роятности, кроме энергии *Corophium* содержит еще что-то, что является важным для травника.

Таблица 24.1. Сравнительные величины скорости получения травником энергии на трех исследуемых участках, где птицы поедали главным образом *Corophium*, и скорости получения энергии, которой они могли бы достичь на тех же участках, поедая вместо этого только червей. (По Goss-Custard, 1971a.)

Участок	Скорости поглощения энергии, кал · мин ⁻¹	
	потенциальная (при поедании только <i>Nereis</i>)	фактическая (при поедании главным образом <i>Corophium</i>)
9	234	88
10	224	70
11	185	93

Таблица 24.2. Усилия, затраченные птицами для накопления 1 ккал на трех обследованных участках в случае, когда птицы питались главным образом *Corophium*, как это и происходило в действительности, и в гипотетическом случае, когда они питались бы только *Nereis*. (По Goss-Custard, 1971a.)

Участок	Расстояние, на протяжении которого травник производил Поиск, м	Число клеваний и сделанных проб	Время, затраченное на проглатывание добычи	
	<i>Coro- phium</i>	<i>Nereis</i>	<i>Coro- phium</i>	<i>Nereis</i>
9	103	42	470	165
10	150	44	671	167
11	106	56	543	198

Многие животные редко имеют возможность сконцентрироваться на одной какой-то деятельности, пренебрегая другими. Это особенно верно в отношении животных, которые могут подвергаться опасности со стороны хищников. Так, например, Барнард (Barnard, 1980) исследовал пищедобывательное поведение домовых воробьев (*Passer domesticus*) на одной из английских ферм зимой. Воробьи кочевали стайками различных размеров и кормились в двух местах, которые отчетливо различались по степени риска подвергнуться нападению хищников: кошек и хищных птиц. Внутри коровника воробьи поедали зёрна ячменя, которые они отыскивали в соломенной подстилке. Их пищедобывательное поведение зависело главным образом от количества зерен и было относительно независимым от числа птиц в стае (рис. 24.3). Однако когда воробьи находились в открытом поле, они периодически прерывали еду и осматривались, нет ли поблизости хищников. В этом случае скорость потребления пищи в большей степени зависела от величины стайки (рис. 24.4) и в меньшей от количества зерен. В большой стае каждая птица может потратить больше времени на еду, поскольку ей не нужно быть столь бдительной, как в малой стае (Pulliam, 1973). Имеются данные, свидетельствующие о том, что в больших стаях птицы обнаруживают хищников гораздо быстрее, чем в небольших (Powell, 1974; Siegfried, Underhill, 1975). Кроме того, находящиеся в открытом поле воробьи будут тратить меньше времени на осмотр пространства, если они питаются вблизи кустарников или живой изгороди, которые могут служить им укрытием от хищников. Весной на свежезасеянных ячменем полях они держатся обычно вблизи укрытий, хотя в открытом поле зерна больше.

Результаты этого исследования наводят на мысль о том, что в пищевом поведении воробьев встречается несколько вариантов своего рода компромисса, или баланса, (trade-off) между пищедобывательным поведением и поведением, направленным на защиту от хищников. Когда опасность встречи с хищником велика, птицы кормятся менее интенсивно. Они каким-то

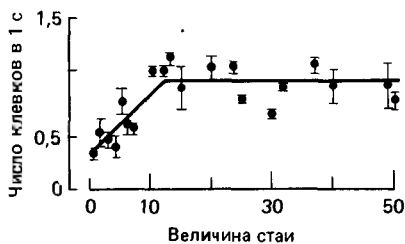


Рис. 24.3. Скорость потребления пищи у воробьев в зависимости от величины стаи, когда воробьи питаются в коровнике. (По Barnard, 1980.)

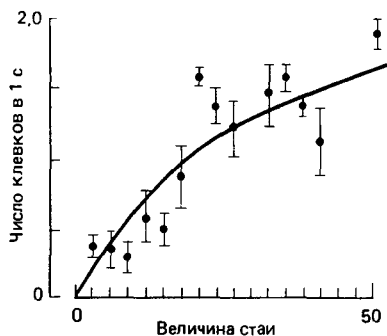


Рис. 24.4. Скорость потребления пищи у воробьев в зависимости от величины стаи, когда воробьи питаются в открытом поле. (По Barnard, 1980.)

образом выбирают для питания относительно безопасные, хотя и менее выгодные места, избегая более выгодных участков, где они подвергались бы большему риску. Барнард (Barnard, 1980) обнаружил, что расстояние до приближающегося хищника, при котором птицы взлетали, зависит от количества зерен в том месте, где они кормились в этот момент. Это, вероятно, обусловлено большей выгодностью питания по сравнению с риском нападения хищника, а с точки зрения механизмов этого поведения его можно, по-видимому, объяснить тем, что птицы больше поглощены едой в более богатых зернами местах и не так быстро замечают хищника. Как мы увидим в гл. 25, вопрос о том, каким образом животные распределяют свое внимание при решении различных задач, приобретает особую важность, когда мы переходим к рассмотрению механизмов, лежащих в основе процесса принятия решения у животных.

24.2. Явления компромисса (баланса) в поведении животных

Большинство конструкторских решений требует компромисса между теми преимуществами, которые можно извлечь из несовместимых друг с другом особенностей данной ситуации. Так, например, если рассмотреть конструкцию простого кровеносного сосуда, то окажется, что затраты энергии на трение при протекании крови через сосуд уменьшаются с увеличением радиуса сосуда, тогда как затраты энергии на поддержание тонуса сосудистой стенки возрастают (рис. 24.5). Такой тип прямого сравнения затрат и выгод называется компромиссом (trade-off). Удачной обычно бывает такая конструкция, в которой используются балансовые зависимости, присущие данной ситуации. Отсюда следует, что выявление балансовых зависимостей в поведении животных может служить хорошей отправной точкой при анализе того, таким образом действует естественный отбор.

Зах (Zach, 1979) выявил простой пример баланса в пищедобывательном поведении ворон, которые питаются брюхоногими моллюсками на западном побережье Канады. Во время отлива они ловят моллюсков, выбирая обычно самых крупных из них. Отыскав такого моллюска, ворона поднимается с ним в воздух над скалистым берегом, а затем бросает раковину вниз; раковина разбивается, и ее съедобное содержимое становится доступно птице. Бросая моллюсков различных размеров с разной высоты, Зах обнаружил, что число бросаний, необходимое для того, чтобы раковина разбилась, зависит от высоты, с которой бросают раковину (рис. 24.6). Воронам приходится расходовать энергию для того, чтобы взлететь на какую-то высоту и бросить моллюска. Поэтому Зах рассчитал общее количество взлетов, которое должна была сделать ворона, чтобы разбить раковину, бросая ее с данной высоты. Оказалось, что расход энергии на взлеты будет наименьшим, если раковину бросать с высоты около 5 м. Это хорошо видно на рис. 24.7. Как и в конструкции кровеносного сосуда, здесь мы встречаемся с балансом — на этот раз

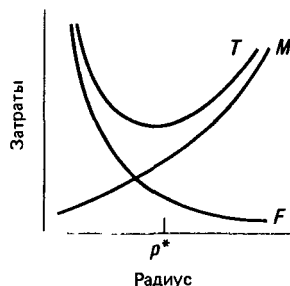


Рис. 24.5. Энергетические затраты на поддержание тока крови в зависимости от радиуса кровеносного сосуда. F расход энергии на трение; M расход энергии на поддержание тонуса стенки сосуда; T общие энергозатраты; r^* оптимальный радиус сосуда, при котором величина T минимальна (По Milsum, Roberge, 1973.)

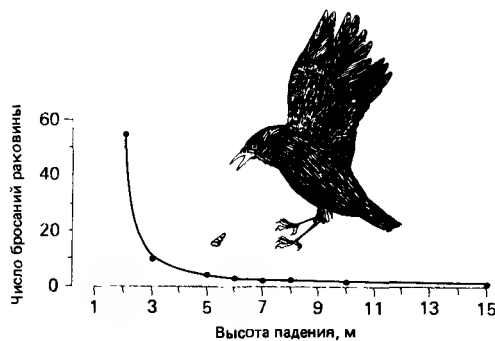


Рис. 24.6. Число бросаний раковины, необходимых для того, чтобы она разбилась, в зависимости от высоты падения раковины. (По Zach, 1979.)

между затратами в виде числа бросаний раковины, требующихся для того, чтобы ее разбить, и высотой бросания. Расчеты, проведенные на основе этого баланса, показали, что существует некоторая оптимальная высота бросания (рис. 24.7), аналогичная оптимальному радиусу кровеносного сосуда (см. рис. 24.5). Зах обнаружил, что высота, с которой вороны обычно бросают раковины, близко соответствует расчетной оптимальной высоте бросания, равной 5 м. Таким образом, создается впечатление, что в поведении ворон заложена какая-то программа, которая использует характерные особенности той ситуации, в которой им приходится добывать пищу.

Расчеты затрат и выгод, которые относятся к питающимся моллюсками воронам, так же как и расчеты конструкции кровеносных сосудов, очень упрощает то обстоятельство, что все балансируемые факторы можно измерить с точки зрения затрат энергии. Расчеты Заха дают основание заключить, что вороны выбирают раковины определенного размера и бросают их с определенной высоты, получая при этом наибольший выигрыш в чистой энергии. Однако не всегда возможно или даже желательно рассматривать оптимальный баланс только с энергетической точки зрения. Как мы уже видели в случае травника, энергия не всегда играет определяющую роль. Более того, животные далеко не всегда имеют возможность сконцентрировать всю свою активность исключительно на добывании пищи. Им приходится еще и остерегаться хищников, и охранять территорию от соперников и т. д. Поэтому необходимо рассматривать ситуацию в целом, не забывая, что добывание пищи — это всего лишь один из видов активности в поведенческом репертуаре животного и что затраты или приобретение энергии не единственный результат поведения.

У большой синицы (*Parus major*) песня играет важную роль в защите территории; кроме того, она используется, чтобы заявить о себе (Krebs, 1971). Ранней весной птица поет в основном на рассвете, начиная свою песню в тот момент, когда солнце должно вот-вот показаться на горизонте. Такое хоровое пение ранним утром типично для многих птиц. Однако в этом есть что-то непонятное: ведь маленькие птички в большинстве своем теряют в течение морозной ночи до 10% массы тела, и поэтому, проснувшись, они должны испытывать сильный голод. Почему же тогда по утрам они прежде всего начинают петь, а не добывать пищу? По-видимому, для этого существуют две основные причины. Во-первых, защита территории особенно важна сразу после рассвета, поскольку именно в это время не имеющие территории птицы проверяют прочность «линии обороны», чтобы обнаружить какой-нибудь участок, освободившийся накануне в результате деятель-



Рис. 24.7. Суммарная высота взлета вороны (произведение числа бросаний на высоту падения раковины) минимальна при такой высоте (отмечена стрелкой), с которой обычно вороны бросают раковины. (По Zach, 1979.)

ности хищников. Во-вторых, выгоды от добывания пищи в это время невелики, потому что при слабой освещенности эта деятельность оказывается малоэффективной. Каселник (Kacelnik, 1979) в лабораторных экспериментах показал, что большие синицы не могут эффективно добывать пищу при освещенности ниже определенного уровня, а этот уровень достигается обычно через 40–80 мин после рассвета в зависимости от погоды (рис. 24.8). Таким образом, птицы, по всей вероятности, извлекают гораздо больше пользы от того, что сначала поют, а потом начинают кормиться, чем если бы они поступали наоборот.

Чтобы судить о том, является ли одна последовательность действий лучше, чем другая, нам нужно иметь какую-то общую «валюту», с помощью которой можно было бы сравнить эти последовательности. Нам также необходимо иметь определенный критерий, с помощью которого можно было бы измерять относительную ценность различных видов поведения. Каждый вид активности характеризуется затратами и выигрышами, связанными с ее реализацией. В этой главе мы рассмотрим вопрос о том, как можно точно оценить эти затраты и выигрыши, однако пока мы ограничиваемся общими рассуждениями. В конечном счете, какая разница, приводит ли данная конкретная активность к увеличению или снижению общей приспособленности животного? Большая синица, которая поет на рассвете, повышает свою приспособленность тем, что не допускает на участок кон-

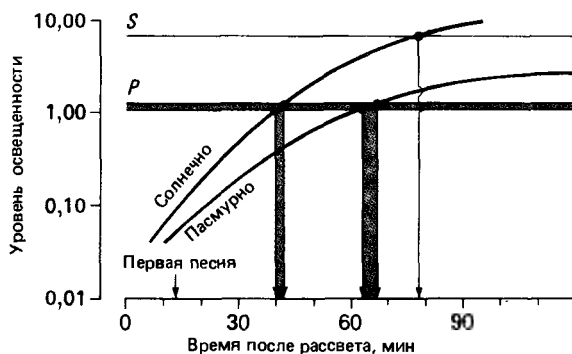


Рис. 24.8. Зависимость освещенности мест, где кормится большая синица, от времени суток (в солнечную и пасмурную погоду). *P* и *S* обозначают соответственно уровни освещенности, при которых рентабельность пищевого поведения и эффективность поиска пищи достигают (по данным лабораторных измерений) 95% своей максимальной величины. (По Kacelnik, 1979.)

курентов, но в то же время ее приспособленность уменьшается за счет того, что она откладывает на потом добывание пищи, особенно если она потеряла в весе за ночь. Такое повышение приспособленности удобно называть *выигрышем* (*прибылью*), а понижение — *затратами*. Так, например, при добывании пищи животное выигрывает, приобретает энергию, но может потерпеть убыток (понести затраты), пренебрегая защитой своего участка или становясь более уязвимым для хищника.

Одно из преимуществ оценки поведения животного с точки зрения затрат и выигрыша состоит в том, что оно позволяет нам сравнивать относительные ценности совершенно разных активностей. Различные виды пищедобывательного поведения можно сравнить с точки зрения приобретенных неэнергетических компонентов пищи и энергии, а различные типы защиты территории можно сравнивать по их эффективности в противостоянии пришельцам. Однако при сравнении пищедобывания и поведения защиты мы должны определять, намного ли каждая из этих активностей увеличивает или уменьшает общую приспособленность животного. Приспособленность — это единственная общая «валюта», с помощью которой мы можем проводить сравнения различных видов поведения. В конечном счете именно с помощью этой валюты природа производит такое сравнение, поскольку приспособленность определяется через

действие естественного отбора.

Представляется важным не только иметь возможность определить, к каким последствиям могут приводить различные виды активности в целом, но еще и оценить их с точки зрения некоторого критерия. Так, например, вполне возможно, что при рассмотрении кандидатур на должность преподавателя университета мы захотим сравнить кандидатов по обычным показателям, таким, как педагогические способности и его потенциальные возможности как исследователя. Кроме того, нам нужен еще и критерий, с помощью которого мы могли бы решить, кому из кандидатов отдать предпочтение: хорошему преподавателю, но плохому исследователю или слабому преподавателю, но хорошему исследователю (McFarland, 1976; 1977). Подобным же образом при оценке поведения животного нам необходим критерий оптимальности, который позволял бы судить о том, будет ли при определенных условиях один вид активности лучше, чем другой. Хотелось бы надеяться, что в конечном счете мы сможем определить критерий оптимальности с точки зрения общей приспособленности животного. Однако для того чтобы сделать это грамотно, потребовались бы обширные знания о состоянии животного и об условиях, в которых оно находится. В следующем разделе мы рассмотрим возможные подходы к получению таких знаний.

24.3. Функции затрат

Мы уже видели, что животным часто приходится выбирать между альтернативными последовательностями действий, характеризующихся определенным балансом затрат и выгод. Наилучшим вариантом поведения животного будет тот, который обеспечивает наименьшие затраты или наибольшие выгоды. Подходя с эволюционных позиций, мы можем ожидать, что хорошо организованные животные должны вести себя так, чтобы максимизировать свою общую приспособленность. Таким образом, концепция затрат и выгод оказывается связанной с концепцией приспособленности.

Животные располагают большим разнообразием способов осуществления затрат и получения выгод, которые соответствуют давлениям естественного отбора. Естественный отбор действует на животное в целом; однако анализируя затраты и выигрыши от той или иной формы поведения, мы должны разделять затраты (уменьшение приспособленности) и выигрыши (увеличение приспособленности), которые могут быть приписаны каждому виду внутреннего состояния и поведения животного. Совокупность характеристик животного, представленная в таком виде, называется функцией затрат. Ее можно определить как характеристику мгновенного уровня риска, которому подвергается животное (и репродуктивных преимуществ, которые оно имеет), когда оно находится в определенном внутреннем состоянии и осуществляет определенную деятельность в определенных условиях среды (McFarland, 1977).

Предположим, например, что мы изучаем поведение серебристой чайки (*Larus argentatus*), насиживающей яйца в гнезде. Обычно оба родителя насиживают яйца по очереди, и если только гнездо останется без внимания, его могут быстро разграбить соседи. Сидящая птица не оставляет гнезда до тех пор, пока ее не сменил супруг или не спугнет какой-либо хищник, например лисица или человек. Обычно птица покидает гнездо для добывания пищи и возвращается к нему через несколько часов. Однако иногда ее

возвращение может задержаться из-за какой-либо неудачи, несчастного случая, а порой и из-за того, что ее может поймать экспериментатор. Что в таком случае должна делать сидящая на гнезде птица? С одной стороны, ее супруг может вернуться в любое время, но с другой — по мере течения времени у нее усиливается чувство голода. В конце концов эта птица будет вынуждена покинуть гнездо, чтобы добыть пищу. Поскольку серебристые чайки способны размножаться круглый год, с генетической точки зрения представляется невыгодным подвергать опасности жизнь особи из-за единичной кладки яиц. Вопрос в том, в какой именно момент птица должна решиться покинуть гнездо?

Если «наседка» улетает с гнезда слишком рано, то она подвергает опасности свою кладку без особой на то необходимости, потому что ее супруг, быть может, просто ненадолго задерживается. Если же птица покинет гнездо слишком поздно, то она необоснованно подвергает опасности свою жизнь, поскольку она может не найти пищу так быстро, как это бывает обычно. Для того чтобы точно определить, когда же птица должна улететь с кладки, необходимо количественно оценить степени риска в каждой из этих альтернативных ситуаций. Такую оценку эффективно осуществляет природа, создавая животное, которое будет принимать самое подходящее в этой ситуации решение.

Чтобы изучить эту проблему, необходимо в полевых условиях измерить степень риска, которому подвергаются животные, занятые различными видами активности. Так, например, в случае насиживающих яйца серебристых чаек нам необходимо знать степень риска, которому подвергнутся яйца, если останутся в гнезде без присмотра, и степень риска, которому подвергнется птица, если будет продолжать сидеть на гнезде без пищи. Были предприняты попытки в самых различных экспериментах оценить затраты и выгоды, присущие поведению насиживания. Так, например, Дрент (Drent, 1970) изучал поведение насиживания яиц у серебристых чаек на о. Схирмонниког (Западно-Фризские о-ва). Он обнаружил, что

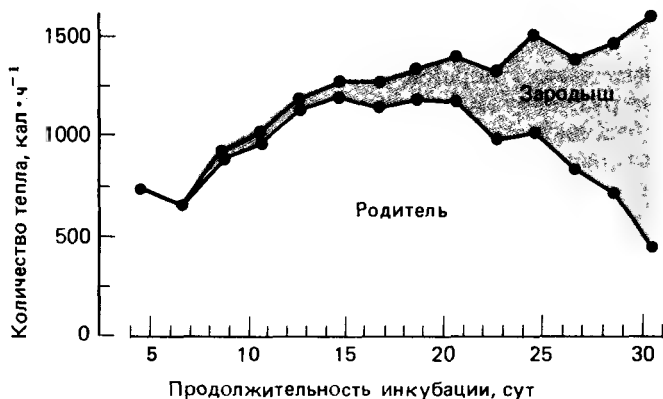


Рис. 24.9. Энергетическая цена инкубации яиц у серебристых чашек, вычисленная для всей кладки. Тепло, которое производит сам зародыш, изображено в виде затуманенной области. Таким образом, верхняя кривая отражает общее количество необходимой энергии, а нижняя — энергозатраты родителей. (По Drent, 1970.)

20% яиц уничтожается хищниками, а 12% погибает от того, что не соблюдаются физические условия, необходимые для их инкубации. Если человек не тревожит птиц, они проводят на яйцах около 98% времени. Благодаря этому яйца защищены от переменчивых воздействий внешней среды, а птица имеет возможность регулировать температуру яиц. Главная проблема, с которой сталкивается птица, насиживающая яйца, — это регулирование температуры собственного тела. Холодной ночью ей приходится продуцировать тепла столько, чтобы его хватило для согревания себя и яиц, тогда как в полуденную жару ей приходится дышать очень часто, чтобы несколько охладить себя. Дрент присоединял датчики к гнезду и яйцам и с помощью следящей (monitoring) аппаратуры смог детально исследовать роль факторов, влияющих на развитие зародышей чашек. В самом начале инкубации температура яиц полностью зависит от родителей, но по мере развития зародыш начинает продуцировать метаболическое тепло (рис. 24.9). Однако зародыши не способны к терморегуляции, и поэтому, если оставить яйца открытыми, они будут постоянно охлаждаться. У зародыша нет компенсаторной теплопродукции, а вот только что вылупившийся птенец реагирует на снижение температуры воздуха повышением теплопродукции. Таким образом, птенец в какой-то степени обладает температурным гомеостазом.

В отсутствие родителей зародыш рискует погибнуть либо от перегрева, либо от переохлаждения в зависимости от

того, какая стоит погода. Однако более важным фактором является общее количество тепла, которое получает зародыш к моменту его вылупления. Скорость развития зародыша зависит от интенсивности его метаболизма, на которую в свою очередь влияет температура внутри яйца. Если эта температура низкая, то зародыш развивается медленно. Во время инкубации яйцо постоянно теряет в массе за счет испарения воды (рис. 24.10). Такая потеря

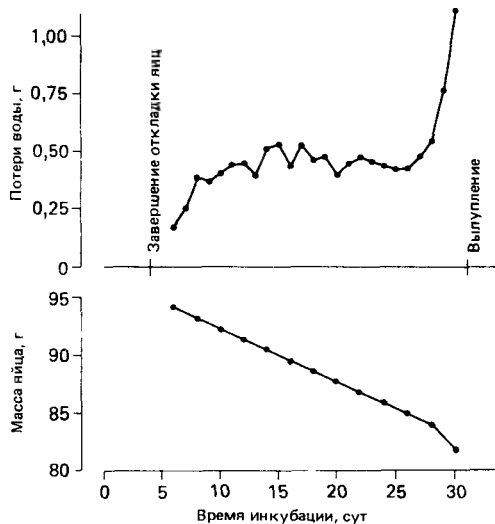


Рис. 24.10. Потери воды (верхний график) яйцами серебристой чайки, измеренные по изменениям их массы (нижний график). По мере потери воды воздушное пространство внутри яйца увеличивается, однако слишком большая потеря воды приводит к обезвоживанию зародыша. (По Drent, 1970.)

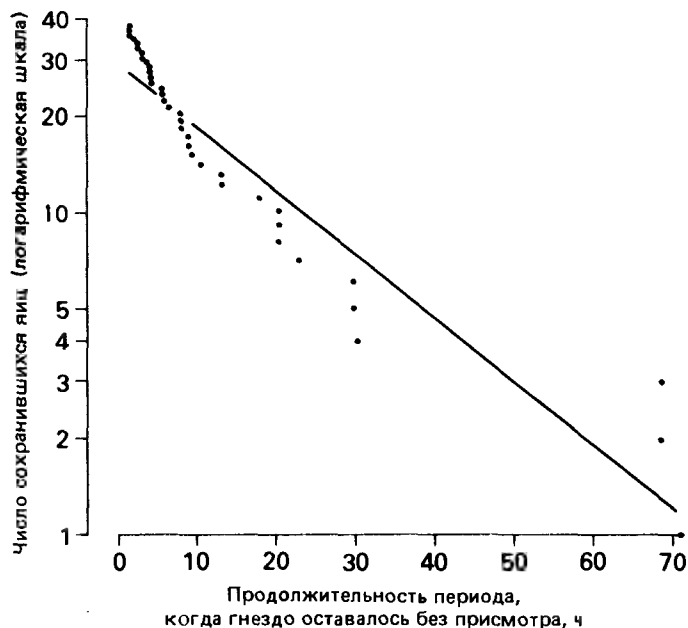


Рис. 24.11. Сохранность яиц серебристой чайки, оставшихся на виду у хищников в отсутствие владельцев гнезда. (Данные из работы Sibly, McCleery, 1985.)

воды приводит к тому, что в одном конце яйца образуется воздушное пространство, необходимое для дыхания зародыша в период, непосредственно предшествующий вылуплению. Зародыш не должен развиваться слишком быстро, иначе это воздушное пространство не сформируется как следует к тому моменту, когда птенец будет готов к вылуплению. Зародыш не должен развиваться и слишком медленно, иначе яйцо потеряет так много воды, что наступит дегидратация зародыша. Вылупление должно произойти в тот момент, когда яйцо потеряет строго определенное количество воды, а зародыш к этому времени будет достаточно развит, чтобы покинуть яйцо. Не имеет столь большого значения кратковременное охлаждение яиц, важно, чтобы за это время их температура не упала слишком низко. В теплый день яйца подстерегает другая опасность: они могут перегреться, если останутся долго открытыми, но обычно яйца, оставленные открытыми на час или два, с физиологической точки зрения практически не страдают. Таким образом, серебристые чайки во время насиживания яиц вполне могут пережить случайные тревоги, которые вынуждают их покидать гнезда. Однако если чайки будут потревожены не один раз, то средняя скорость

притока тепла к яйцам может резко упасть ниже того уровня, который требуется для успешного вылупления.

У зародышей серебристой чайки в два раза больше шансов погибнуть от хищников, чем от нарушения их развития. Сидящим на кладке птицам приходится покидать свои гнезда при появлении некоторых хищников, а также человека. В отсутствие родителей яйца могут стать добычей соседних чаек (чаек-каннибалов), крыс, ежей, ворон или других хищников. Уровень риска, которому подвергаются яйца, может быть рассчитан на основе полевых наблюдений за судьбой оставшихся без присмотра яиц или в специальных экспериментах, когда родителей удаляют из гнезда (рис. 24.11).

Чайка, сидящая в гнезде и ожидающая возвращения своего партнера, не может покинуть гнездо, не подвергая опасности яйца. Как мы уже видели, риск, которому подвергаются яйца, можно количественно оценить как часть общей функции затрат. С одной стороны, имеются затраты как результат прекращения насиживания, поскольку возникает риск, что из яиц не вылупятся птенцы, потому что их съедят хищники или они погибнут от непогоды. С другой стороны, имеются затраты, связанные с насиживанием, которые склады-



Рис. 24.12. Эти весы (*слева*) для взвешивания гнезда можно расположить в ямке, выкопанной под гнездом серебристой чайки. Затем гнездо укладывают на платформу весов (*справа*). Поведение птиц на гнезде при этом не изменяется, а изменения массы гнезда можно регистрировать с помощью соответствующего электронного устройства. (Фотография Robin McCleery.)

ваются из риска быть пойманным хищником и из риска погибнуть от истощения.

Указанные аспекты функции затрат также могут быть исследованы экспериментально. Например, массу тела насиживающей птицы можно измерить с помощью специальных весов, помещенных в яму, выкопанную в земле под гнездом (рис. 24.12). Количество жира у птицы можно вычислить исходя из соотношения ее массы и размеров костей скелета, которые измеряются у пойманной птицы перед началом эксперимента в процессе ее мечения. Количество пищи, которое серебристая чайка получила за время кормежки, можно оценить по изменению ее массы, измеренной на тех же весах, помещенных под гнездом, перед и после ее путешествия за пищей. Качество пищи можно оценить путем анализа фекалий, собранных вокруг гнезда, и по результатам наблюдений за птицей во время добывания ею пищи. Серебристые чайки могут летать за пищей на расстояния в несколько миль. Поэтому при проведении наблюдений за их пищедобывательной активностью некоторых птиц снабжали радиопередатчиками (рис. 24.13) и прослеживали их маршрут с помощью радиоприемника с направленной антенной (рис. 24.14). Таким образом, используя различную аппаратуру, иногда удается получить достаточно точные оценки затрат и выигрышей животных, ведущих обычный

образ жизни в естественных условиях обитания (Sibly, McCleery, 1985).

Вообще говоря, функция затрат состоит из двух главных частей. Первую часть составляют затраты, связанные с активностью, осуществляемой в данное время, а вторую — затраты, связанные с тем, что другие активности в это время не осуществляются. Например, чайка, сидящая на яйцах, несет затраты, связанные с их насиживанием. В них входят физиологические затраты, связанные с поддержанием определенной температуры яиц, и поведенческие затраты, связанные с риском быть пойманным хищником во время насиживания. Кроме того, некоторые затраты обусловлены тем, что насиживание несовместимо с другими видами поведения, обычно связанными с иными мотивациями животного. Так, например, во время насиживания у птиц неизбежно усиливается чувство голода. А голод влечет за собой риск гибели от истощения, поскольку в тот момент, когда животное решит приступить к добыванию пищи, оно может не найти ее. Как мы увидим далее, такой анализ поведения обязательно требует знания особенностей экологии данного животного. Стараясь понять, каким образом животные учитывают затраты и выигрыши, обусловленные особенностями среды их обитания, иногда бывает полезно провести аналогию между экономическими расчетами человека и подобным поведением у животных.



Рис. 24.13. Серебристая чайка с прикрепленным к ней радиопередатчиком. (Фотография Robin McCleery.)

24.4. Функциональные аспекты процесса принятия решения

В экономике существуют два основных принципа принятия решения. Во-первых, решение должно быть рациональным, а во-вторых, оно должно исходить из какой-то оценки всех «за» и «против». Принятие решения будет в принципе рациональным, если оно внутренне непротиво-

речиво, т. е. обладает свойством, обычно называемым *транзитивностью выбора*. Предположим, что кто-то должен выбрать между вариантами А, В и С. Если А предпочтительнее В, а В предпочтительнее С, то кажется разумным ожидать, что А будет предпочтительнее С. Тогда мы можем записать логический порядок предпочтения А – В – С. В этом случае говорят, что соотношение между А, В и С



Рис. 24.14. Радиоприемное устройство, смонтированное на крыше ленд-ровера (вездехода), которое используется для прослеживания серебристых чаек на острове Уолни в Камбрии (Великобритания). (Фотография Richard Sibly.)

является *транзитивным*. Если же А предпочтительнее В и В предпочтительнее С, однако А не предпочтительнее С, то тогда решение выбрать С, а не А считается иррациональным, а соотношение между А, В и С называется *нетранзитивным*. Экономисты основывают свою теорию на концепции «личности с рациональным экономическим мышлением», которая подразумевает, что взаимосвязи между всеми предпочтениями этой личности являются транзитивными (Edwards, 1954).

Рациональность не обязательно подразумевает участие рассудочной деятельности. Человек может принять какое-то решение на основе рассуждения, но может принять рациональное решение и чисто автоматически, как будто он создан или запрограммирован таким образом, чтобы поступить именно так. Люди принимают и нерациональные решения. Фактически невозможно доказать, что человек совершает транзитивный выбор, поскольку для этого понадобились бы повторные эксперименты с осуществлением выбора в идентичных условиях. Но это нереально, поскольку условия никогда в точности не повторяются, хотя бы уже потому, что воспоминание об уже однажды сделанном выборе накладывает отпечаток на условия, в которых предстоит сделать следующий выбор (Edwards, 1954; 1961). Экономисты вынуждены принимать условия транзитивности выбора как рабочую гипотезу, как предположение, на котором основана элементарная теория принятия решения.

Транзитивность выбора подразумевает, что в процессе принятия решения некоторая величина должна максимизироваться. Чтобы в этом убедиться, рассмотрим следующую ситуацию. Предположим, что варианты А, В и С можно каким-то образом оценить количественно. Если А оценивается больше, чем В, то можно записать, что $A > B$. Человек выбирает А, а не В, руководствуясь некоторым принципом максимизации (например, «выбери вариант, имеющий более высокую оценку»). Если мы знаем, что В больше С, то мы можем написать $B > C$. Если человек выбирает С, а не А, то это выглядит так, как будто С оценивается выше, чем

А. Однако нам известно, что $A > B > C$, а отсюда следует, что С оценивается ниже, чем А. Таким образом, если человек выбирает С, а не А, то это означает, что он оказывает предпочтение варианту С, несмотря на то что С оценивается ниже, чем А. Человек, который совершает выбор на такой нетранзитивной основе, не может выбирать вариант, имеющий наивысшую оценку; о таком человеке нельзя сказать, что он использует принцип максимизации. И наоборот, если предпочтение человека является транзитивным, мы можем сделать вывод, что он или она пользуются принципом максимизации (хотя они могут и не подозревать об этом).

Величина, которую в ситуации выбора максимизирует личность с рациональным экономическим мышлением, называется *полезностью*. Я могу получить некоторое количество полезности, если куплю что-то для своей коллекции фарфора, некоторое количество полезности от занятий спортом и еще какое-то от чтения книг. Затрачивая свое время и деньги на эти вещи, я выбираю то, что максимизирует количество получаемого мною удовлетворения или полезность. Я не отдаю себе отчета в том, что я максимизирую полезность; однако если я поступаю рационально, мое поведение выглядит именно таким образом. Следовательно, полезность – это *воображаемая мера* психологической ценности различных благ, досуга и т. д. Воображаемая – потому что на самом деле мы не знаем, влияет ли она на поведение выбора, который осуществляют люди. Мы только предполагаем, что они ведут себя таким образом, как будто максимизируют полезность.

Что касается поведения животных, то здесь эквивалентом полезности выступает выигрыш – величина, противоположная затратам. Подобно тому как полезность представляет собой воображаемую меру ценности поведения, затраты являются воображаемой мерой изменения приспособленности, связанного с поведением животного и его внутренним состоянием (рис. 24.15). Мы не знаем, включается ли учет затрат непосредственно в процесс принятия решения у животных. Мы только можем проверить гипотезу о том, что

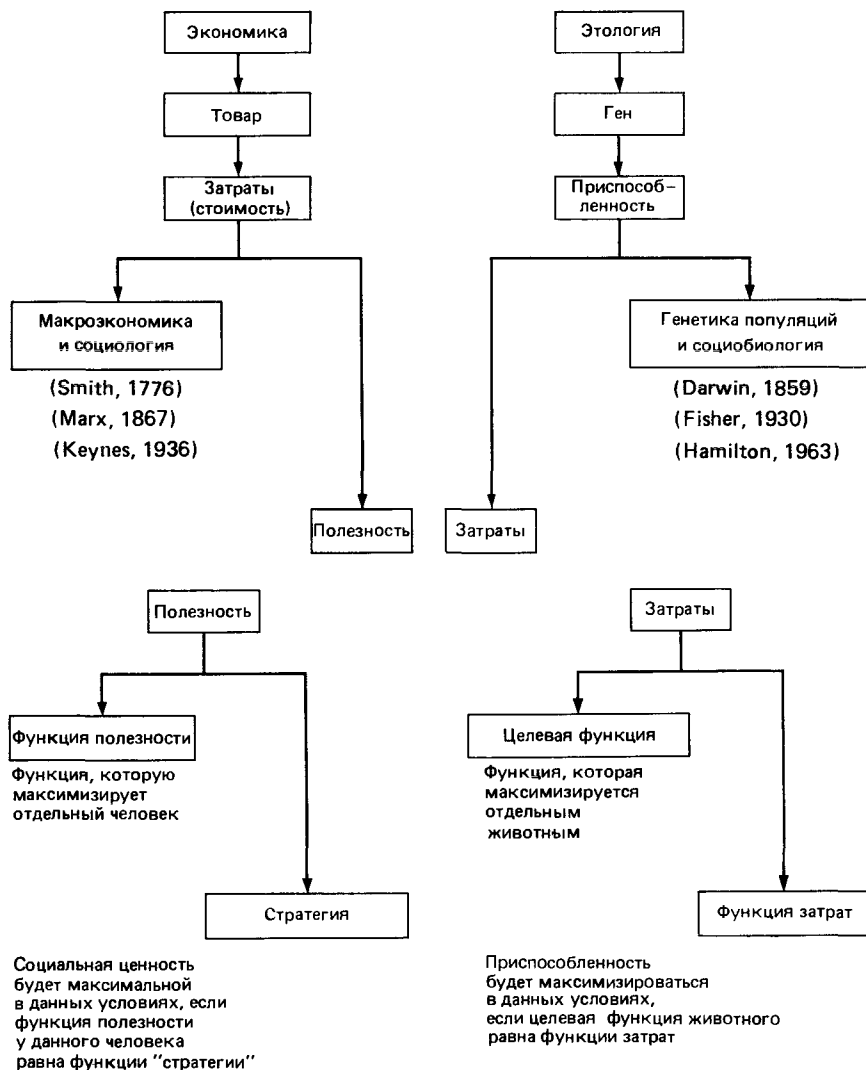


Рис. 24.15. Параллель между понятиями экономики и этологии. *Вверху.* Общая схема, на которой указаны фамилии исследователей, внесших наибольший вклад в развитие этих областей науки, и даты публикации их основных работ. *Внизу.* Детализированная схема в приложении к отдельному человеку или животному. (McFarland, Houston, 1981.)

животные ведут себя таким образом, как будто они максимизируют выигрыш (минимизируют затраты). Компоненты затрат включают в себя факторы, связанные с поведением, осуществляющимся в какое-то конкретное время, и с риском, связанным с внутренним состоянием животного. Так, например, чайки, насиживающие яйца, несут физиологические затраты за счет того, что обеспечивают теплом яйца, и они же несут затраты в связи с

тем, что у них возрастает чувство голода, когда они сидят на гнезде. Различные затраты можно объединить в виде функции затрат, которая оценивает каждый аспект состояния и поведения животного с точки зрения связанных с ними затрат. В экономике эквивалентная (но противоположная) функция называется *функцией полезности* (см. рис. 24.15). Здесь, может быть, имеет смысл проанализировать конкретный пример поведения животного

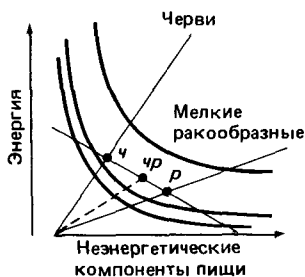


Рис. 24.19. Те же линии уровня функции полезностей, взятые из рис. 24.18 и наложенные на рис. 24.16. Штриховой линией представлено наилучшее возможное сочетание червей и ракообразных (предполагается, что не требуется никаких затрат на переход от поедания ракообразных к поеданию червей и наоборот). (McFarland, Houston, 1981.)



Рис. 24.20. Различные бюджетные линии соответствуют различным количествам энергии, которыми изначально располагает животное. Обратите внимание на то, что оптимальный вариант поведения остается одним и тем же.



Рис. 24.21. Изменение положения бюджетной линии при изменениях цены товара X . Обратите внимание на изменения оптимального предпочтения.

затрат на определенные виды активности или (в экономике) от цены на товары. В тех примерах, которые мы разбирали до сих пор, энергетические затраты служили общей мерой при оценке возможных альтернативных видов активности. Однако

такое наблюдается не всегда. Поэтому было бы ошибкой рассматривать энергию как общую валюту, используемую в процессе принятия решения, хотя в некоторых случаях энергия и может служить своего рода общим «знаменателем». Энергия будет служить общей мерой для всех альтернатив только в том случае, если наличный запас энергии в разбираемых обстоятельствах будет действовать как ограничивающий фактор. Пример из экономики, вероятно, поможет нам лучше понять эти различия.

Предположим, что человек зашел в универсам, чтобы приобрести различные товары. Как мы уже видели, каждый предмет, который может быть куплен, характеризуется некоторой функцией полезности, а полезность определенных товаров будет зависеть от предпочтения и опыта покупателя. Такие факторы, как аппетитность, товарный вид и состав продукта, будут влиять на полезность пищевых товаров. Понятие полезности дает возможность сравнивать самые различные товары. Так, например, человек может получить одну и ту же полезность и от пакета с растительной смесью, и от бутылки содовой воды. Полезность, таким образом, представляет собой валюту, с помощью которой можно оценить различные предметы. Однако другой валютой, общей для всех предметов, являются деньги. Эта валюта приобретает особое значение, если покупатель может истратить лишь определенную сумму, что ограничивает количество его покупок. Однако, хотя каждый продукт в универсаме и имеет свою цену, деньги не всегда выступают в роли реального ограничителя. Если покупатель очень торопится, он может потратить денег больше, чем в том случае, когда он располагает временем. Время, таким образом, становится ограничителем, который «берет за горло», и может случиться так, что покупатель гораздо быстрее произведет выбор среди бутылок с содовой водой, чем среди различных пакетов с растительной смесью. Время, необходимое для выбора каждого предмета, будет определять наклон линии временного бюджета, и может оказаться, что выбор, сделанный покупателем в усло-

виях дефицита времени, будет отличаться от того выбора, который бы он сделал при ограниченных деньгах.

Из приведенного выше примера мы должны понять, что существует много возможных ограничений, которые оказывают влияние на поведение выбора у животных. В зависимости от обстоятельств эти ограничители могут меняться, но только тот ограничитель, который в данный момент «берет за горло», имеет существенное значение. Именно поэтому время и энергию нельзя путать с полезностью или затратами (с точки зрения приспособленности). Проводя аналогию между животным и моделью потребителя в экономике, можно считать, что затраты эквивалентны полезности, энергия – деньгам, но время эквивалентно времени. Животное может заработать энергию (деньги) за счет добывания пищи (работы) и может потратить ее на различные другие активности. В добавление к основному постоянному уровню метаболических (необходимых для существования) расходов это животное может сберечь энергию (положить деньги в банк) путем запасания пищи или депонирования жира, а может и потратить ее на различные виды активности, включая и добывание пищи (работу). Если цена активности высока, энергетический бюджет животного испытывает сильные ограничения. Когда же эта цена уменьшается, животное ощущает, что его реальный энергетический доход увеличивается, а бюджетные ограничения ослабевают (McFarland, Houston, 1981).

24.6. Бюджет времени и бюджет энергии

Если на приобретение различных товаров и на осуществление какой-то деятельности мы располагаем ограниченной суммой денег, то мы часто распределяем эту сумму в соответствии с нашими нуждами. Обычно мы учитываем все наши расходы на какой-то определенный период времени – день, неделю или год – и называем это бюджетом. Можно составить бюджет предстоящих расходов, а можно – тех, которые уже были произведены. В одном случае мы ассигнуем определенные суммы денег на определенные цели, а в другом –

мы подводим итог расходам, которые уже произвели. В любом случае ведение бюджета предполагает определенную дисциплину в расходовании денег.

Мы уже видели, что деньги в потребительской экономике – это аналог энергии в поведении животных, поэтому естественно спросить, а есть ли у животных энергетический бюджет. Однако мы видели также, что энергия – это только один тип ограничителя, который воздействует на поведение животного. Другим важным ограничителем является время, и мы также можем задаться вопросом, приложимо ли понятие «бюджет времени» к поведению животных. Бюджет времени или энергии – это не просто подсчет того, как животное тратит время и энергию. Если бы животное растрачивало время и энергию совершенно беспорядочно, то это означало бы, что оно не имеет никакого бюджета. Однако мы можем ожидать, что естественный отбор сформировал животных такими, что они должны тратить имеющиеся у них энергию и время с максимальной пользой. Поэтому разумно ожидать, что животные используют время и энергию как ценные ресурсы и, следовательно, имеют соответствующие бюджеты.

Хейнрих (Heinrich, 1979) сравнивал пищеводобывательную деятельность шмеля (*Bombus*) с поведением покупателя:

«Задача, с которой сталкивается шмель, начиная поиск пищи на лугу, где много различных растений, несколько не отличается от задачи, с которой сталкивается неопытный покупатель, толкающий тележку вдоль торгового зала универсама. Прямо или косвенно они оба стараются получить за свои деньги как можно больше ценностей. Никто из них наперед не знает, что именно содержится в упаковках, которые стоят на полках или находятся на лугу. Но они участвуют этому на опыте».

Цветки обеспечивают шмелей энергией, необходимой для выращивания потомства, при этом шмели должны тратить значительное количество энергии на добывание пищи. Шмели способны жить в холодных климатических условиях благодаря их удивительной способности к терморегуляции. Они могут поддерживать высокую температуру тела при низкой температуре окружающего воздуха, что дает им воз-

возможность оставаться активными, даже если для этого потребуются высокие энергетические затраты. Они могут сберегать энергию, значительно уменьшая уровень активности и таким образом сохраняя тепло. Когда пищевые ресурсы цветков оказываются бедными, шмелям тем не менее удается извлекать выгоду за счет медленной пищедобывательной деятельности. Когда пищи очень много, шмели повышают температуру тела и интенсифицируют пищедобывательную активность. Следовательно, они рассчитывают свои энергозатраты в соответствии с имеющимися условиями.

Собирая пищу, шмель проводит большую часть времени в полете. Перелетая с цветка на цветок, шмели стараются свести до минимума продолжительность и дальность полета. За час они пролетают от 11 до 20 км и проводят внутри гнезда всего 2–4 мин в паузах между полетами за пищей. Простые расчеты (Heinrich, 1979) показывают, что для добывающего пищу шмеля бюджет времени более важен, чем бюджет энергии. Предположим, например, что у одного шмеля цветки находятся близко от гнезда и он может постоянно «пасть» на них, тогда как другой шмель летает за взятком за три километра от гнезда. Если второй шмель пролетает по 15 км в час, то он должен тратить на каждый полет 24 мин. Питаясь на кипрее, оба шмеля смогут собрать полный зобик нектара (около 30 мг сахара) примерно за 10 мин. Шмель, который совершает дальние путешествия, добывает 30 мг сахара за 34 мин, но при этом около 3 мг сахара расходуется во время каждого полета на метаболические процессы. Таким образом, полеты туда и обратно отнимают у этого шмеля примерно две трети времени и только одну десятую часть энергии. За это же самое время шмель, питающийся вблизи гнезда, получил бы 102 мг сахара. Таким образом, имеет смысл тратить время на дальние перелеты лишь в том случае, если растения, растущие далеко от гнезда, в 3,4 раза ценнее, чем растения, растущие поблизости.

Пищедобывательное поведение шмелей изменяется в зависимости от количества нектара. Чем больше нектара в каждом

цветке, тем больше они обследуют других цветков в ближайших окрестностях. Хейнрих провел эксперименты, в которых закрывал тонкой прозрачной тканью некоторые участки клеверного поля, а другие участки оставлял открытыми. Шмели выбирали нектар из закрытого клевера, а в прикрытых цветках нектар накапливался. Когда ткань с цветков снимали и шмели могли посещать и богатые, и бедные участком участка клеверного поля, оказалось, что на богатом нектаром участке клеверника шмели обследовали около 12 цветков в головке клевера и совершали короткие перелеты между головками. На участке клеверника с низким содержанием нектара шмели проверяли примерно два цветочка в каждой головке и совершали более длинные перелеты между головками клевера (рис. 24.22). Именно таким путем шмели концентрировали свою пищедобывательную активность на самых выгодных участках клеверника.

Энергетические затраты на добывание пищи в некоторой степени зависят от температуры окружающей среды. Когда шмели «пасутся» на кипрее, они задерживаются на каждом цветке всего лишь 1–2 с, собирая язычком крошечные капли нектара. Однако посещение других цветков длится до нескольких минут (рис. 24.23). Во время пребывания на цветке шмели не дают охладиться своему летательному аппарату и сохраняют его «полетную» температуру, что обеспечивает им готовность взлететь без всякой задержки. Во время длительного пребывания на цветке они поддерживают температуру грудной части тела около 32°C за счет дрожания грудных мышц; однако шмели не тратят энергии на согревание брюшка, которое не входит в состав двигательного аппарата, обеспечивающего полет (рис. 24.24). При температуре окружающей среды около 25°C шмелю нет необходимости согревать грудной отдел во время периодов покоя; если же температура падает ниже этой величины, то шмелю приходится «платить все дорожке» для того, чтобы эффективно добывать пищу (рис. 24.24). В цветках разных видов растений образуется различное количество нектара, поэтому можно рассчитать относительные затраты на добывание пищи на



Рис. 24.22. Изменения пищедобывательного поведения шмеля при сборе нектара на двух площадках, засеянных белым клевером. На одной площадке (левая диаграмма), где побывало много шмелей, на одну головку цветка приходится всего 0,003 мг сахара; другая площадка (правая диаграмма) была закрыта легкой прозрачной тканью, вследствие чего запасы нектара достигли там уровня 0,01 мг сахара на одну головку цветка. Как видно из диаграмм, если запасы нектара малы, шмели совершают длинные перелеты с одной головки клевера на другую. (По Heinrich, 1979.)

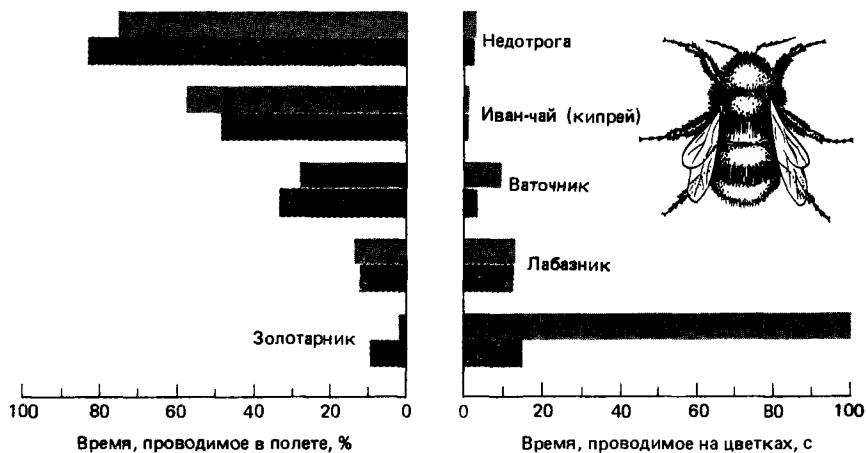


Рис. 24.23. Соотношение между временем, которое шмели тратят на перелеты, и временем их пребывания на цветках определяется в основном тем, какой вид растений они посещают. Температура воздуха мало влияет на соотношение. Серыми полосками обозначены результаты, полученные при 20°C, а зелеными при 30°C. (По Heinrich, 1979.)

различных растениях при разной температуре воздуха (рис. 24.25). Шмели собирают пищу на «прибыльных» цветках рододендрона при самых различных температурах воздуха, тогда как на кальмии и черешне при низкой температуре они «пасутся» не столь интенсивно, поскольку эти растения не могут возместить им дополнительную энергию, требующуюся для терморегуляции (Heinrich, 1979).

На примере пищедобывательной активности шмелей видно, каким образом время

и энергия ограничивают ее эффективность. Когда шмелю приходится путешествовать на некоторое расстояние, чтобы найти медоносные растения, время становится лимитирующим фактором, и для шмеля выгодно потратить энергию, чтобы сберечь время. Когда же шмель питается на относительно бедных нектаром цветках или добывает пищу при низкой температуре, он может потратить больше времени ради того, чтобы сберечь энергию.

Взаимоотношения между временем и

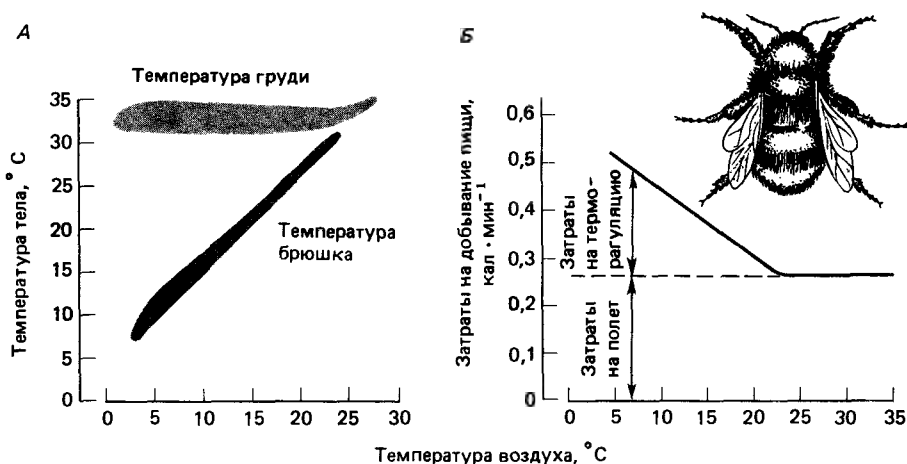


Рис. 24.24. А. Температура тела шмелей при различной температуре воздуха в условиях, когда шмели питаются на «рентабельных» цветках. Б. Расчетные затраты на добывание пищи при различной температуре воздуха у рабочего шмеля массой 0.2 г, который поддерживает температуру груди на уровне 30 °C и проводит половину времени в полете, а половину — на цветках. (По Heinrich, 1979.)

энергией часто играют важную роль в поведении животного. Ему приходится распределять эти ресурсы для каждого конкретного типа активности и для всех конкретных условий, с которыми оно сталкивается в данном случае. Кроме того, ему приходится принимать в расчет затраты на переход от одного типа активности к другому. Когда животное переключается с одного поведения на другое, это может потребовать определенных затрат. Например, питающийся на кукурузном поле голубь может захотеть пить, поскольку в данном случае пищу его составляют сухие зерна, а чтобы получить воду, ему необходимо пролететь более километра. Помимо физиологических затрат на перелет от места кормежки до места, где находится вода, птица будет тратить время на этот перелет и при этом не будет получать никакого выигрыша ни от приема пищи, ни от питья. Более того, во время этого перелета голубь может подвергнуться определенному риску при встрече с хищными птицами или вооруженными фермерами. Таким образом, затраты на переключение с одного вида активности на другую представляют собой уменьшение приспособленности, которое происходит в тот период времени, когда животное переходит от

одной активности к другой и не получает пользы ни от одной из них. Эти затраты могут включать в себя потери ценного времени, расход энергии или риск от встречи с хищниками. Теоретически можно показать, что *затраты на переключение* следует рассчитывать таким образом, как будто они составляют часть затрат на активность, которую собирается осуществить животное.

Следует различать *мгновенные затраты*, которые возникают на каждом отрезке соответствующего периода времени, и *совокупные затраты* за весь рассматриваемый период в целом (рис. 24.26). Весьма важным представляется то, что переключения с одного типа поведения на другое имеют смысл в том случае, если совокупные затраты вскоре после этого переключения станут меньше, чем они были бы, если бы животное вовсе не меняло своего поведения (рис. 24.26). Мною было экспериментально показано, что если затраты на смену активности высоки, то голуби переходят от пищевого поведения к питьевому менее часто, чем они делали бы это в других условиях. Вместе со Стефаном Ларкином (Larkin) мы получили данные о том, что птицы действительно включают затраты на смену активностей в состав затрат на

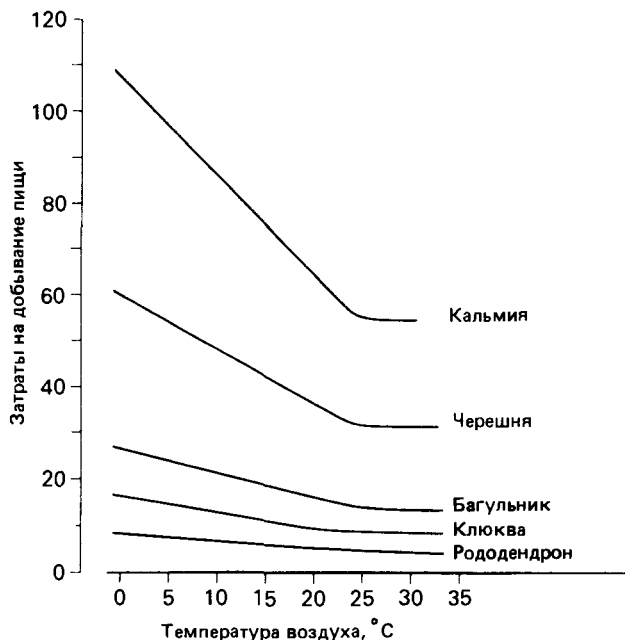


Рис. 24.25. Расчетные затраты на добычу пищи у шмелиной матки (массой 0,5 г) при посещении различных видов растений. (По Heinrich, 1979.)

то поведение, которое они собираются осуществить (Larkin, McFarland, 1978). Они не сменяют своей активности до тех пор, пока не рассчитают этих затрат. Ларкин (Larkin, 1981) обнаружил, что временная картина пищевого и питьевого поведения у голубей изменялась вполне предсказуемым образом, если затраты на переключение с одного вида поведения на другой увеличивались, т.е. возрастал расход времени или энергии.

Помимо ежеминутного расчета затрат животные производят и более глобальную оценку бюджета своего времени и своей энергии. В целом можно ожидать, что поведение, основное назначение которого способствовать выживанию особи, будет иметь приоритет перед поведением, которое обеспечивает другие виды приспособленности, таким, например, как территориальное, половое или родительское. Однако виды животных значительно различаются между собой. Некоторые типы поведения существенны для животного всегда, тогда как другие (к примеру, терморегуляционное поведение) имеют значение только в тех случаях, когда исчерпываются возможности регуляторных физиологических механизмов. Так, для животных неко-

торых видов питьевого поведение - это каждодневная необходимость, тогда как животные других видов могут обходиться вовсе без него.

Каждый вид активности имеет какое-то значение с точки зрения приспособленности животного, и животным приходится распределять по приоритету различные виды активности как в целом, так и в своей ежеминутной деятельности. Вместе с Хаустоном мы попытались решить эту проблему. Для этого мы оценивали, каковы будут затраты животного, если оно воздерживается от каждого вида активности, входящего в его естественный поведенческий репертуар (Houston, McFarland, 1980). Например, если животное не питается, его затраты будут высокими, однако если оно воздерживается от поведения чистки шерсти (grooming), затраты могут быть относительно низкими. Животное, испытывающее пищевую мотивацию и сильную мотивацию чистки шерсти, но имеющее слишком мало времени для удовлетворения обеих этих мотиваций, понесет меньшие потери с точки зрения своей общей приспособленности, потратив имеющееся у него время на питание.

Предположим, что в течение обычного

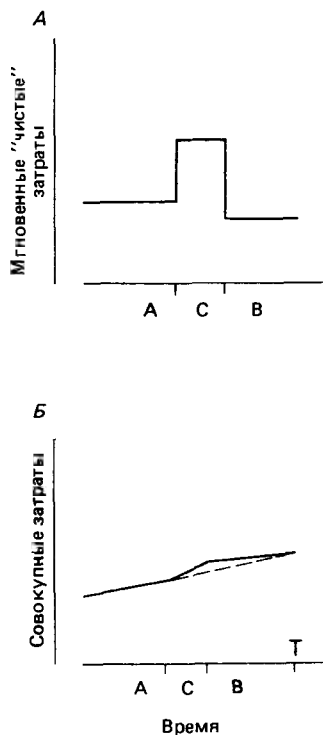


Рис. 24.26. Затраты на переключение с одной активности на другую. *А.* Мгновенные затраты на осуществление активности *А* выше, чем на осуществление активности *В*, но для переключения с активности *А* на активность *В* животное должно осуществить переходное поведение *С*, мгновенные затраты на реализацию которого еще более высоки. *Б.* В момент времени *Т* совокупные затраты животного на последовательность действий *А-В* с становятся равными совокупным затратам, которые понесло бы животное, если бы продолжало осуществлять активность *А*. (По Larkin, McFarland, 1978.)

дня своей жизни животное осуществляет различные виды полезного поведения таким образом, как это показано на рис. 24.27. Если условия, в которых живет животное, день ото дня практически не меняются, оно распределяет разные виды своего поведения в соответствии с имеющимся у него временем. А теперь представим себе, что внешняя среда изменилась таким образом, что животному требуется гораздо больше времени, чтобы получить обычное количество пищи (рис. 24.28). Оно может прореагировать на изменившиеся условия жизни по-разному: может

тратить на питание то же самое время, что и раньше, но довольствоваться меньшим количеством пищи; будет стремиться получить обычное количество пищи; выбрать компромиссный вариант между этими двумя крайностями. Если животное будет тратить много времени на получение обычного количества пищи, то у него останется меньше времени на все другие виды активности, которые надо будет «сжать», чтобы уместить в оставшееся время. Мы обнаружили, что степень «сопротивления» любой активности такому сжатию может быть выражена одним параметром, который мы назвали *упругостью* (resilience) этой активности. В том случае, когда животное питается в течение обычного периода времени, но получает меньше пищи (рис. 24.27), упругость пищевого поведения относительно низка, поскольку оно не «сжимает» другие виды активности, несмотря на усилившийся голод животного. В том случае, когда животное добивается получения обычного количества пищи (рис. 24.28), упругость пищевого поведения относительно высока, поскольку ему удается потеснить другие виды активности в пределах общего времени, которым располагает животное; при этом само пищевое поведение ни в чем не страдает.

Упругость поведения — это мера того, до какой степени может быть сжат во времени любой вид активности животного под влиянием других ее видов. Когда время является ограничителем бюджета, у животного наблюдается тенденция игнорировать те виды поведения, которые имеют низкую упругость. Действительно, если при ограничении времени какая-либо активность полностью исчезает из поведенческого репертуара животного, то мы можем назвать ее роскошью или праздной активностью.

Непосредственные измерения упругости поведения почти не проводились, поскольку осуществить их практически очень трудно — для этого нужно в течение нескольких дней хронометрировать поведение животного в ситуации, когда экспериментатор может изменять количество времени, имеющегося в распоряжении животного. Такого рода исследование провел Крофт (Croft, 1975). Он изучил, как влияет длина светового дня на поведение и гормональ-

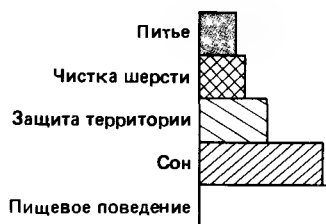
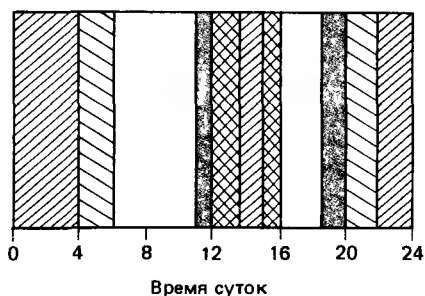


Рис. 24.27. Диаграмма, показывающая, каким образом животное может распределять свое время на протяжении суток.

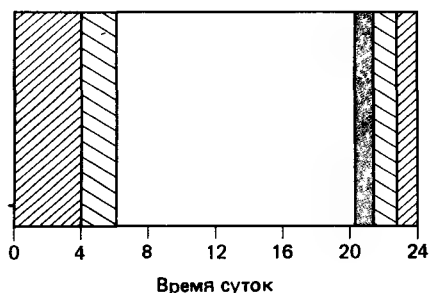


Рис. 24.28. Диаграмма, показывающая, каким образом то же самое животное (активность которого была представлена на рис. 24.27) может перестроить свой распорядок дня в том случае, когда для получения того же количества пищи придется затрачивать больше времени.

ный баланс самок канареечного вьюрка (*Serinus canaria*). Изменяя длину светового дня, Крофт тем самым изменял время, которым располагали канареечные вьюрки для осуществления разных видов активности, поскольку в темноте они не активны. Крофт обнаружил, что птицы тратят на питание одно и то же время как в короткие, так и в длинные дни, но в длинные дни они питаются более эффективно. В течение длинного дня птицы тратят больше энергии на различные другие виды активности, так что этот результат не столь уж неожидан. Птицы, содержащиеся на режиме длинного дня, тратят больше времени на сон и больше времени не заняты активной деятельностью, чем птицы, для которых установлен короткий день. Поскольку птицы имеют возможность спать ночью, представляется наиболее вероятным, что в условиях длинного дня птицы заполняют сном свободное время. Эту точку зрения подтверждает тот факт, что во время строительства гнезда птица меньше времени отводит на сон в дневное время.

Крофт рассчитал, сколько времени остается у птицы на строительство гнезда за вычетом времени, необходимого для питания и чистки перьев (в расчет принималось и время перелетов с одного места на дру-

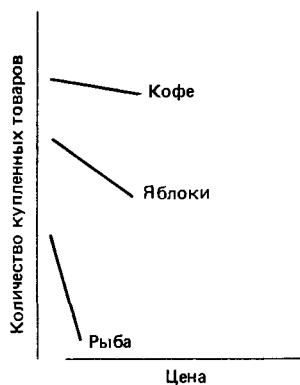


Рис. 24.29. Примеры кривых спроса (в логарифмическом масштабе по обеим осям координат с произвольным началом отсчета), используемых в экономике. Спрос на кофе является неэластичным, а спрос на рыбу эластичным.

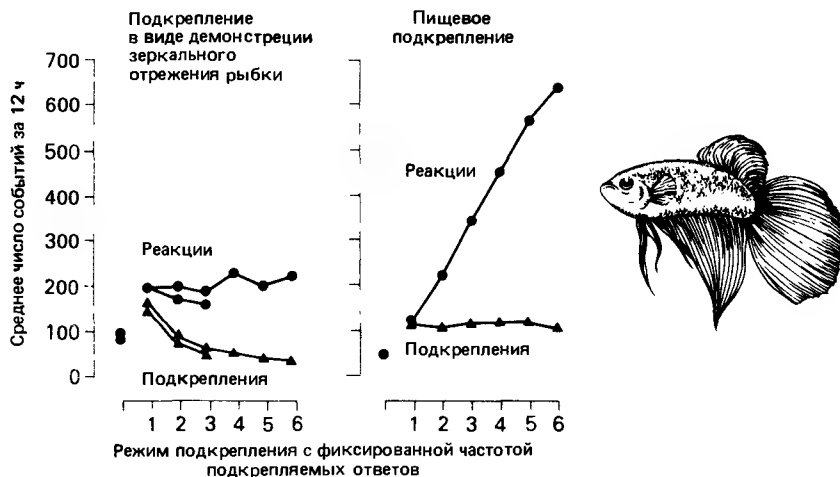


Рис. 24.30. Средняя частота реакций в группах сиамских бойцовых рыбок (*Betta splendens*), которые проплывали через специальный туннель, чтобы получить пищевое подкрепление (правый график) или возможность осуществить демонстрацию угрозы по отношению к своему изображению в зеркале (левый график). По оси абсцисс — число реакций, требующихся для получения подкрепления. (По Hogan et al., 1970)

гое). Как видно из табл. 24.3, в длинные дни у птиц имеется достаточно времени для постройки гнезда, тогда как в короткие дни его очень мало. Однако интерпретация этих наблюдений осложняется тем обстоятельством, что длинные световые дни стимулируют выработку соответствующих гормонов, и поэтому в этих условиях мотивация строительства у птиц выше, чем в условиях короткого дня. Гнездостроительное поведение птиц в условиях длинного дня более эффективно, чем в условиях короткого дня, и они тратят меньше времени на излишние повторения собирающих и собственно гнездостроительных движе-

Таблица 24.3. Расчетные величины среднего времени, которым располагают для строительства гнезда овариэктомированные, но получающие эстроген птицы в условиях короткого (8 ч) и длинного (14 ч) светового дня, по сравнению со временем, которое необходимо для постройки гнезда

Измеряемый показатель	Световой день 8 ч; темнота 16 ч	Световой день 14 ч; темнота 10 ч
Имеющееся время для строительства гнезда	1,1 ч	7,5 ч
Необходимое для строительства гнезда время	2,3 ч	2,3 ч

ний. Таким образом, хотя понятие *упругости поведения* с теоретической точки зрения не связано с понятием *мотивации* (McFarland, Houston, 1981), при изучении временного бюджета животного трудно отделить влияние упругости поведения от влияния мотивации на это поведение.

Однако упругость можно измерить косвенным путем и посредством *функции спроса*, которая используется экономистами для выражения связи между ценой тех или иных благ и их потреблением. Например, когда повышается цена на кофе, люди продолжают покупать его примерно столько же, сколько и раньше, — разве что чуть-чуть меньше (рис. 24.29). Однако стоит подскочить цене на фрукты, как спрос на них падает. Когда же повышается цена на свежую рыбу, спрос на нее снижается очень сильно. По всей вероятности, люди готовы платить большую цену, лишь бы не нарушить своей привычки пить кофе. Спрос на кофе называют *неэластичным* (inelastic). Однако, когда повышается цена на свежую рыбу, люди стараются покупать ее меньше или переключаются на другие продукты, например мясо или рыбные консервы. Спрос на рыбу называют *эластичным*.

В поведении животных наблюдается явление, в точности аналогичное описанному. Если животное тратит определенное количество энергии на какую-то деятель-

ность, то, как правило, оно будет меньше заниматься этой деятельностью, если энергетические траты на нее возрастут (рис. 24.30). Результаты многочисленных исследований показали, что функция спроса у животных подчиняется такому же общему закону, что и функция спроса у человека (Kagel et al., 1980). Например, Ли и Поупер (Lea, Porep, 1977) обнаружили, что спрос на пищу был эластичным у крыс, которым приходилось совершать определенную работу (нажимать на рычаг) для получения пищевого подкрепления. Если от крыс требовалось совершить больше работы (они должны были большее число раз нажимать на рычаг, чтобы получить одно подкрепление), то крысы продолжали работать, получая примерно такое же количество пищи. Однако эти исследователи обнаружили также и то, что эластичность спроса на пищевые шарики увеличивалась,

если они были сделаны из сахарозы.

Параллели между явлениями спроса у животных и человека это тема, которая вызывает сейчас большой интерес (см., например, Allison, 1979, 1983; Lea, 1978; Rachlin, 1980). Эластичность функций спроса дает представление об относительной важности тех или иных благ (или деятельностей), на которые человек (или животное) тратит свои деньги (или энергию). Существует тесная взаимосвязь между эластичностью спроса и упругостью поведения (Houston, McFarland, 1980). Таким образом, функции спроса можно использовать как непрямую меру упругости. Если активность А имеет более высокую упругость, чем активность В, то функция спроса для активности А будет характеризоваться относительной неэластичностью, а для активности В эластичностью (McFarland, Houston, 1981).

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Стратегии пищедобывательного поведения это сформировавшиеся в процессе эволюции стратегии, предназначенные для оптимизации определенных видов пищедобывательного поведения, с точки зрения связанных с ними затрат и выгод.
2. Многие виды поведения животных сбалансированы с другими поведенческими реакциями. Благодаря этому достигается компромисс между затратами и выгодами альтернативных вариантов активности.
3. Сумму всех возможных затрат и выигрышей можно выразить в виде функции затрат. Ее можно определить как мгновенный уровень риска, которому подвергается животное (и репродуктивных преимуществ, которые оно приобретает), когда оно находится в определенном внутреннем состоянии и занято определенной деятельностью в определенных условиях среды.
4. Можно допустить, что животные способны принимать рациональные решения в том смысле, что проявляемые ими предпочтения являются внутренне непротиворечивыми и обладают свойством транзитивности.
5. Существует определенная аналогия между экономикой потребления у человека и взаимоотношениями затрат и выигрышей, относящихся к поведению животных. Деньги аналогичны энергии, полезность аналогична выигрышу (увеличению приспособленности). На этой основе можно проанализировать бюджеты времени и энергии у животного.

Рекомендуемая литература

- McFarland D. J., Houston A., 1981. Quantitative Ethology: The State Space Approach, London, Pitman.
- Heinrich B., 1979. Bumblebee Economics, Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press.

25. Механизмы процесса принятия решения

В гл. 24 мы видели, что затраты и выигрыши, связанные, по-видимому, с любым видом поведения животного, увеличивают или, напротив, уменьшают его общую приспособленность. Более того, каждый вид поведения, вероятно, включает в себе некоторый компромисс между различными выгодами и потерями. Эти несоизмеримые виды поведения можно оценить, воспользовавшись функцией затрат, которая создает основу для выбора оптимальной последовательности действий при данных обстоятельствах. Мы рассмотрели процесс принятия решения животным с экономической точки зрения и поняли, каким образом можно объяснить рациональные решения с точки зрения максимизации полезности при наличии определенных ограничений. Однако такое рассмотрение проблемы является чисто функциональным. Оно лишь определяет, что именно должно сделать животное, чтобы принять наилучшее решение при конкретных обстоятельствах. Однако оно ничего не говорит о тех механизмах, которые использует животное, чтобы достичь этих целей. В данной главе мы обсудим механизмы, обеспечивающие животному возможность принять то или иное решение.

25.1. Принятие решения на основе определенных правил

Когда говорят, что животное принимает решения, то отнюдь не подразумевают наличие сознательного намерения, а просто констатируют, что животное предпочитает один из альтернативных вариантов поведения другим. Такое решение можно рассматривать как случайное или как результат некоего стохастического процесса

(Dawkins, Dawkins, 1974). Однако животное, которое живет в относительно стабильной и неизменной среде, может принимать решения на основе простых правил. Создается впечатление, что поведение некоторых видов животных в основном заранее запрограммировано, а принятие решения осуществляется у них стандартным путем. Например, пескожил (*Arenicola*) живет в U-образных норах в литоральной зоне илистых морских берегов и песчаных отмелей (рис. 25.1.). Этот червь получает пищу из песка, засасывая его в кишку и выбрасывая через анальное отверстие. Такое пищевое поведение проявляется как бы в виде «вспышек», которые возникают регулярно примерно каждые семь минут и разделяются периодами покоя. Снабжение норки кислородом осуществляется с помощью специального ирригационного поведения, которое повторяется через каждые четыре минуты, даже во время отлива (хотя и менее энергично), когда нет воды, насыщенной кислородом. Поведение пескожила подчинено этим ритмам, которые стабильно проявляются при самых различных условиях. Однако после длительного периода кислородной депривации животное может этот ритм изменить и осуществлять ирригационное поведение в течение более длительного времени, чем обычно (Wells, 1966). Таким образом, создается впечатление, что поведение пескожила запускается с помощью своего рода часового механизма, который изменяет работу только при чрезвычайных обстоятельствах. Такая стратегия поведения, в которой решения запрограммированы, может быть подходящей для животного, обитающего в стабильной и предсказуемой среде, однако в условиях меняющегося окружения требу-

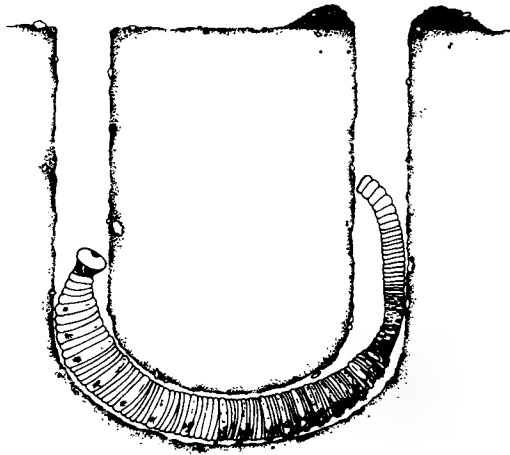


Рис. 25.1. Пескожил (*Arenicola marina*).

ется более гибкое управление поведением.

Если поведение животного отклоняется от строгого шаблона, перед животным немедленно встает проблема выбора из нескольких поведенческих альтернатив. Это связано либо с тем, что оно не может одновременно совершать несовместимые действия, либо с тем, что в каждый момент времени оно может обращать внимание только на один комплекс стимулов (см. разд. 12.5). Так или иначе, но животное должно осуществить только одну деятельность в ситуации, где в принципе могло бы одновременно осуществляться много различных действий. Одна из возможностей достичь этого — воспользоваться правилом строгой иерархии активностей — подобно тому, что обнаружено в поведении хищного брюхоногого моллюска *Pleurobranchus*. У этого моллюска различные виды активностей ранжированы по степени их важности, а именно: откладка яиц, питание, спаривание, другие виды активности (Davis et al., 1974). Так, например, если предложить животному пищу, то оно откажется от своего полового партнера даже во время копуляции. Однако во время откладывания яиц происходит гормональное подавление пищевого поведения, благодаря чему исключается возможность поедания моллюском собственных яиц.

Более обычный способ, позволяющий животному остановиться на выполнении какой-то одной деятельности, состоит в том, чтобы тем или иным способом оце-

нить относительную силу возможных видов деятельности, которые могли бы осуществиться в данное время. Как мы уже видели в гл. 15, сила стремления животного к выполнению определенной деятельности зависит как от внутренних, так и от внешних факторов. Например, стремление животного найти себе пищу определяется степенью голода и внешними сигналами, которые указывают на наличие пищи. Животному достаточно было бы руководствоваться простым правилом, которое предписывало бы ему, что нужно искать пищу, если стремление есть сильнее любого другого стремления. В течение долгого времени полагали, что именно такого рода правило и составляет суть механизма принятия решения у животных. Считалось, что конкуренция побуждений (drives) осуществляется таким образом, что наиболее сильное побуждение проявляется в поведении животного, а другие побуждения будут тормозиться или их влияние на поведение животного будет блокироваться. Эта теория кажется достаточно простой, но с ней связан ряд трудностей. Не говоря уже о проблемах, касающихся концепции побуждения (см. гл. 15), существуют трудности, связанные с возможностью формирования в эволюции такого животного, поведение которого было бы основано на простой конкуренции мотивационных систем.

Естественно ожидать, что выбор, который делает животное, будет зависеть от его мотивационного состояния. Некоторые данные поддерживают эту точку зрения. Например, можно подвергнуть горлиц пищевой и водной депривации таким образом, что будет возможность точно рассчитать уровень их голода и жажды. Эти горлицы всегда будут осуществлять выбор между пищей и водой в Y-образном лабиринте (или в камере Скиннера) в соответствии с уровнем голода и жажды (рис. 25.2). Однако горлицы, по-видимому, при выборе пищи или воды не руководствуются простым правилом «есть, если есть хочется сильнее, чем пить, и пей, если пить хочется сильнее, чем есть», что видно по результатам опытов, представленным на рис. 25.3. Это был один из первых экспериментов, вызвавший сомнения по поводу того, что основу механизма принятия решения со-

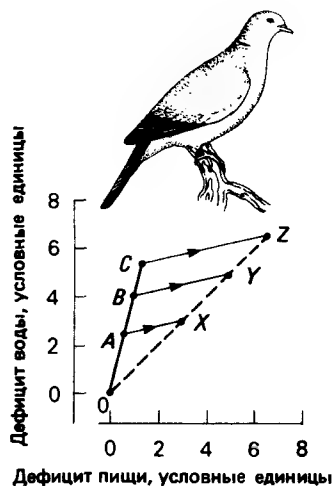


Рис. 25.2. Мотивационное состояние горлиц, которых сначала подвергали водной депривации, а затем спустя заданное время (т.е. в точках А, В или С) и пищевой депривации также на заданный период времени. В состояниях X, Y и Z горлицы проявляют одинаковое стремление к пище и к воде. (По McFarland, 1971.)

ставляет простая конкуренция мотиваций. Однако перед тем, как отвергнуть теорию конкуренции мотиваций, следует рассмотреть ее более подробно.

25.2. Конкуренция мотиваций

Исходя из простой теории конкуренции мотиваций, можно было бы ожидать, что находящееся в состоянии голода и жажды животное будет вести себя таким образом, как показано на рис. 25.4, т.е. пить оно станет тогда, когда жажда у него будет сильнее голода, а есть — когда голод будет сильнее жажды. Мы должны были бы ожидать, что животное будет вести себя рационально в том отношении, что его предпочтения будут транзитивными. Вместе с тем при анализе рис. 25.4 мы видим, что весьма маловероятно, чтобы животное было организовано таким образом, т.е. чтобы оно проявляло подобное поведение. Линия ОХ на этом рисунке обозначает совокупность таких состояний животного, когда голод и жажда его одинаковы по силе. Вблизи этой линии график состояния животного должен был бы все время колебаться, так как животное должно было бы

все время переключаться с одного поведения на другое. Если у животного голод чуть-чуть сильнее жажды, то проглоченный кусочек пищи уменьшит голод, и теперь уже жажда окажется сильнее. Один глоток воды восстановит прежнюю ситуацию. Такие колебания не могут быть эффективной формой поведения, поэтому был выдвинут целый ряд других предположений относительно механизмов организации поведения. Когда инженеры сталкиваются с подобной проблемой при конструировании каких-либо машин, то для предотвращения колебаний они иногда используют *гистерезис*. Гистерезис — это некий механизм, обеспечивающий задержку между стимулом и реакцией на него. Высказывалось предположение (например, Toates, Oatley, 1970; Toates, 1980), что гистерезис — это компонент механизма, регулирующего пищевое и питьевое поведение животных. Наличие гистерезиса приводит к тому, что животное ощущает уменьшение чувства голода не сразу, как только начнет есть, а лишь значительное время спустя. В рассматриваемом примере действие гистерезиса будет проявляться в том, что траектория переключений между проявлениями голода и жажды будет заходить за разделительную линию, соответствующую равенству мотиваций голода и жажды.

Другой возможный механизм, который оказывает почти такой же эффект, — это *положительная обратная связь*. Имеются некоторые данные, свидетельствующие о том, что стремление есть (Wiepkema, 1971) или пить (McFarland, McFarland, 1968) временно усиливается в результате прохождения пищи или воды через ротовую полость. Эта положительная обратная связь от приема пищи и воды существует параллельно с обычной отрицательной обратной связью, которая ведет к насыщению (рис. 25.5). Так, например, если горлице заливать воду через трубочку прямо в зоб, то наступит утоление жажды точно так же, как и при обычном питье воды. Однако в ситуации с инструментальным поведением поступающая через трубочку вода не даст подкрепляющего эффекта. Прохождение воды через ротовую полость действует как положительное подкрепление, но никак не

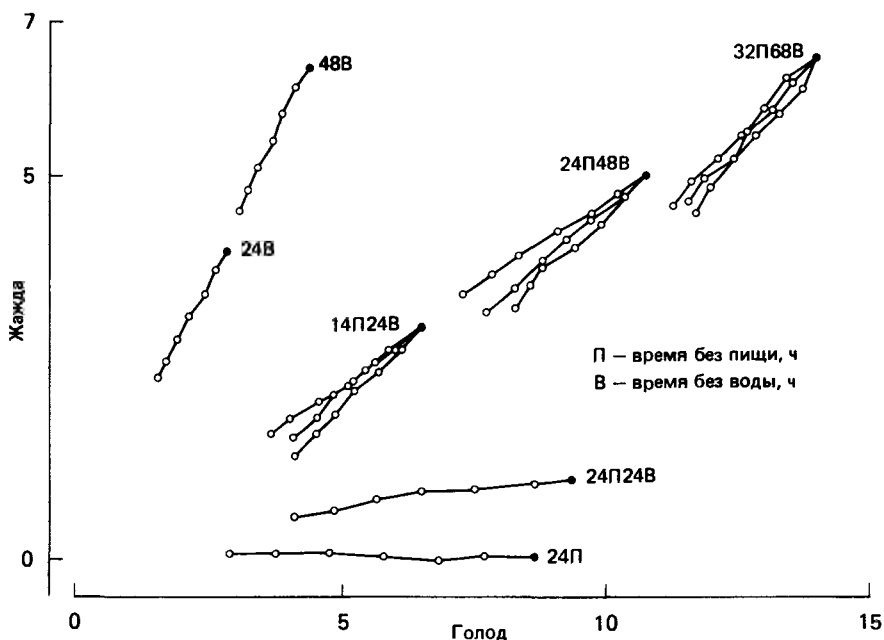


Рис. 25.3. Горлицам, которые находились в различных исходных состояниях (черные кружки) голода и жажды, через каждые 30 мин предлагали осуществить выбор между пищей и водой. Суммарное потребление горлицами пищи и воды в течение получасового эксперимента показано белыми кружками (один кружок через каждые 5 мин). Обратите внимание на то, что при осуществлении выбора горлицы отнюдь не стремятся уравнять голод и жажду, как можно было бы ожидать, если бы их поведение определялось простой конкуренцией мотиваций (рис. 25.4). (McFarland, 1971.)

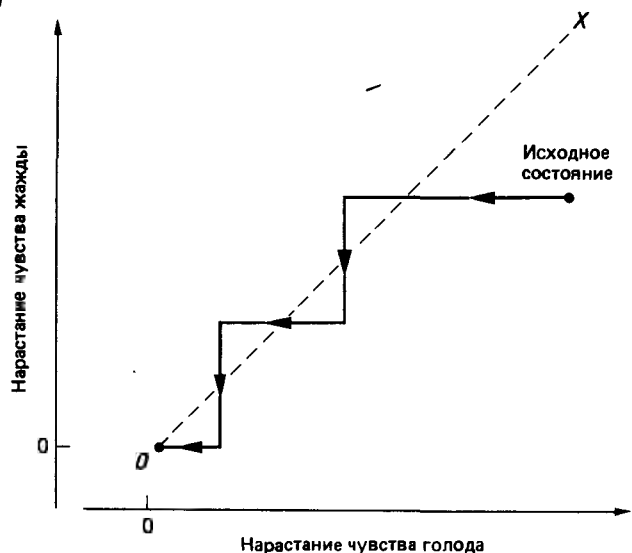
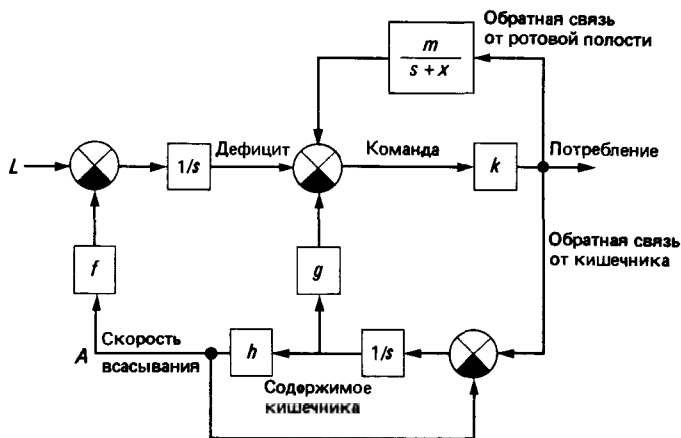


Рис. 25.4. Схематическое изображение простой конкуренции мотиваций. Точки пространства, расположенные справа от штриховой линии, обозначают состояния животного, когда голод сильнее, чем жажда, а слева — состояния, когда жажда сильнее, чем голод. В соответствии с теорией простой конкуренции мотиваций животное сначала удовлетворяет более сильную мотивацию до тех пор, пока она не станет равна второй имеющейся у него мотивации. Затем животное поочередно реализует то одну, то другую мотивацию (величина ступенек на графике сильно преувеличена) до тех пор, пока обе мотивации не уменьшатся до нуля.

Рис. 25.5. Блок-схема механизма управления пищевым поведением у горлиц, в которой сигналы, исходящие от ротовой полости, обеспечивают положительную обратную связь, а сигналы от кишечника отрицательную обратную связь (кружками с крестами обозначены суммирующие узлы, причем черный квадрант в кружке означает изменение знака сигнала). L - скорость потери воды; A - скорость всасывания воды в кровь. Другими символами обозначены параметры составных частей управляющего механизма. (McFarland, McFarland, 1968.)

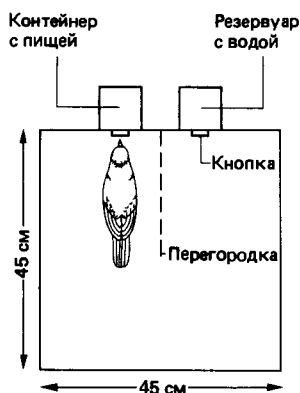


способствует утолению жажды (McFarland, 1969b). Эффект положительной обратной связи будет проявляться в том, что график состояния животного будет отклоняться в стороны от линии, соответствующей равенству мотиваций голода и жажды. Совершенно очевидно, однако, что истинное положение дел гораздо сложнее. Я обнаружил, что если горлицы получали еду и питье в таких условиях, где для смены пищевого поведения на питьевое и наоборот им приходилось преодолевать определенные препятствия, то в случае больших препятствий они реже производили такую смену активности, чем в случае малых (рис. 25.6). Отсюда следует, что горлицы, по-видимому, принимают решение о том, когда именно переключиться с одной активности на другую, с учетом трудностей или затрат, связанных с таким переключением (см. гл. 24).

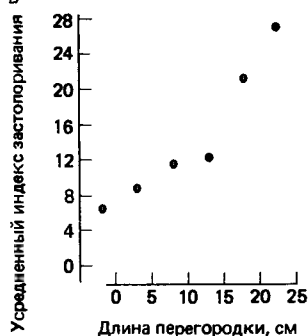
Теперь мы видим, что очень маловероятно, чтобы в основе механизма, определяющего принятие животным решения о смене одного поведения на другое, лежала простая конкуренция соответствующих мотиваций. Вместе с тем не исключено, что какая-то более изощренная версия механизма конкуренции мотиваций могла бы дать необходимый набор правил принятия решения. Как мы уже знаем из гл. 15, мотивационное состояние животного может быть результатом действия самых различных факторов, таких, как оценка жи-

вотным внешних стимулов (силы сигнальных раздражителей), его исходное внутреннее состояние и, возможно, вторичные мотивационные факторы, как, например, скорость изменения состояния. Совместное действие всех этих факторов создает общее мотивационное состояние, которое можно представить в виде движущейся точки (или траектории) в пространстве мотивационных состояний. Различные состояния могут порождать одну и ту же поведенческую тенденцию, и соответствующие точки можно соединить, получив при этом мотивационную изоклину. Исходя из этого, мы можем себе представить, что существует простое правило конкуренции для выбора одной из тенденций к поведению, но при этом любая тенденция представляет собой результат взаимодействия разнообразных факторов, каждый из которых тщательно взвешен с точки зрения того, насколько он отражает самые главные интересы животного. Например, Сибли (Sibly, 1975) полагает, что, когда горлицам приходится выбирать между пищевым и питьевым поведением в их инструментальной деятельности, они руководствуются следующим правилом принятия решения: «Ешь, если произведение потребности в пище на пищевую привлекательность больше, чем произведение потребности в воде на питьевую привлекательность. Пей, если произведение потребности в пище на пищевую привлекательность

А



Б



Б

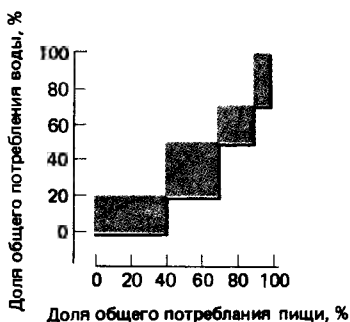


Рис. 25.6. А. Вид сверху на камеру Скиннера, в которой горлицы могли получить пищу и воду, поклевывая соответствующую кнопку. Длину прозрачной перегородки между кнопками можно было изменять. Б. Жирной линией показан ход пищевого и питьевого поведения горлицы вплоть до полного удовлетворения этих мотиваций (100%). Обратите внимание на то, что птица четыре раза переключалась с одного поведения на другое и обратно. Подсчитав суммарную площадь заштрихованных областей на этом графике, мы получаем «индекс заstopоривания», обратно пропорциональный числу переключений с одной активности на другую. В. Зависимость усредненной величины индекса заstopоривания от длины перегородки. (McFarland, 1971.)

меньше, чем произведение потребности в воде на питьевую привлекательность». Сибли определяет *привлекательность* в понятиях скорости, с которой могли бы быть получены пища и вода. Такие правила принятия решения соответствуют конкуренции между пищевой и питьевой тенденциями, каждая из которых основана на гиперболических мотивационных «изоклинах» (рис. 25.7).

Можно допустить, что основное правило принятия решений, которым пользуются животные, базируется на некоторой форме конкурентных отношений. Когда же мы встречаемся с нарушениями этого правила, то их можно объяснить, предполагая, что животному приходится соответствующим образом выверять и взвешивать различные факторы, которые объединяются и порождают тенденцию для выполнения определенного типа поведения. Это спор-

ная тема, и аргументы здесь основаны на очень сложном жонглировании различными переменными и параметрами (например, Houston, 1982; McFarland, 1983). Тем не менее студенты должны помнить несколько общих принципов. Во-первых, любая теория, которая утверждает, что самая сильная тенденция всегда одерживает верх при конкуренции и, следовательно, определяет поведение животного, таит в себе опасность тавтологии. Она подразумевает, что наблюдаемое поведение всегда отражает самую сильную тенденцию. Если такая теория фактически приравнивает поведение к тенденции, то она бесполезна для объяснения процесса принятия решения у животных. Во-вторых, встает вопрос о том, будет ли иметь какой-либо биологический смысл механизм принятия решения, если он основан только на конкуренции мотиваций. Не будет ли животное пре-

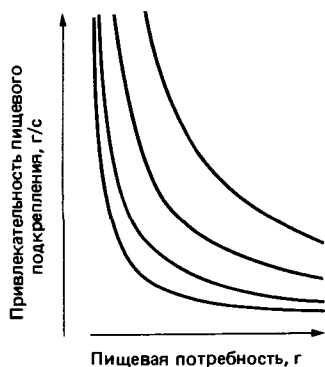


Рис. 25.7. Изоклины гиперболической формы, соединяющие точки, где пищевая тенденция имеет одинаковую величину. Графики построены исходя из гипотезы о том, что пищевая тенденция есть произведение потребности в пище на ее привлекательность.

небрегать некоторыми низкоприоритетными видами поведения, например чисткой шерсти? Будет ли способно животное корректировать желаемую последовательность поведенческих актов под давлением обстоятельств, что кажется вполне разумным с эволюционной точки зрения? В-третьих, существует ли какая-либо альтернатива конкурентной теории принятия решения? Это трудный вопрос. С одной стороны, можно утверждать, что конкуренция мотиваций — это необходимый аспект рационального выбора альтернатив, которые не могут одновременно проявиться (например, Ludlow, 1980). С другой стороны, можно представить себе и нерациональное принятие решения, подобное тому, что мы уже видели ранее при обсуждении циклического шаблонного поведения пескожила, которое тем не менее адекватно обстоятельствам, в которых живет это животное.

25.3. Операциональный подход

Альтернативой к охарактеризованному ранее подходу, состоящему в построении моделей, служит *операциональный подход* к вопросу о принятии решения у животных. Операциональный подход определяет явление только с точки зрения его наблюдаемых параметров. Это ценный подход для того, чтобы начать анализ какого-то слож-

ного процесса, не строя заранее никаких специальных концепций.

Идея конкуренции поведенческих тенденций за возможность своего открытого выражения подразумевает, что различные активности, которые мы наблюдаем, имеют равные статусы, поскольку каждая из них побеждает в процессе конкуренции. Однако явление смещенной активности заставляет сомневаться в этом предположении. Идея о том, что смещенная активность может быть результатом растормаживания, предполагает, что статус этой активности как-то отличается от статуса других видов поведения. Она не утверждает себя в соревновании с другими потенциальными деятельностями — ей «позволяют» проявиться в промежутках между видами поведения более высокого статуса. Однако есть основания считать, что растормаживание наблюдается (см. гл. 21) не только в ситуациях конфликта и помех для выполнения активности, но также и как часть обычной последовательности поведенческих актов. А если это так, то это противоречит мнению о том, что активности, последовательно проявляющиеся в поведении животного, обязательно возникают в результате конкуренции мотиваций и, следовательно, имеют одинаковый статус. Трудность заключается в том, что на основе одних лишь наблюдений невозможно сказать, действительно ли имеет место растормаживание. Необходимо провести какие-то эксперименты в соответствии с тем, каким образом мы определяем конкуренцию и растормаживание.

Как мы уже видели в гл. 21, конкуренцию и растормаживание в поведении животного можно определить операционально. Для этого необходимо выяснить, будет ли при воздействии на вторую по приоритету активность изменяться момент наступления этой активности. В эксперименте мы можем показать, что наши воздействия на факторы, связанные с поведением В, не всегда влияют на реализацию последовательности А, В, А, даже если эти воздействия изменяют природу активности В. Хотя такого рода эксперимент и возможен в лаборатории, его трудно провести в полевых условиях или даже на животных, которые содержатся в неволе в условиях, близ-

ких к естественным. Тут нужен какой-то способ оценки статуса различных видов активности, которые наблюдаются в обычной последовательности поведенческих актов.

С операциональной точки зрения существуют два возможных варианта переключения с одной активности на другую. Уровень причинных факторов, определяющих второе поведение, либо будет оказывать влияние на момент наступления этого поведения, либо нет. В первом случае мы говорим о том, что это поведение возникает в результате конкуренции мотиваций, во втором – что оно должно быть следствием растормаживания. Обратите внимание, что эти названия относятся к моменту переключения с одного вида активности на другой.

В последовательностях поведенческих актов могут наблюдаться либо один тип переключения, либо оба. Рассмотрим, например, картину брачного поведения тритона (*Triturus vulgaris*). Когда самец встречается с самкой, он производит соответствующую демонстрацию и начинает ритуал брачного поведения, который состоит из трех различных фаз (рис. 25.8). Кульминацией такого поведения является откладывание самцом сперматофора; вслед за этим самец производит стереотипный маневр, цель которого побудить самку захватить этот сперматофор краями клоаки (Halliday, 1974). Во время первой фазы самец старается оказаться впереди самки, чтобы продемонстрировать ей себя, а она отплывает от него. Если самка рецептивна, то она в конце концов останавливается, а самец в это время производит разнообразные демонстрационные движения хвостом. В итоге самка начинает приближаться к самцу, а он отступает, продолжая свои демонстрации. Такой переход от статической демонстрации к демонстрации в процессе отступления инициируется самкой. От нее исходит стимул, который побуждает самца начать такое отступление, сопровождающееся демонстрацией. Очевидно, что решение самца ответить на этот стимул, определяется конкуренцией мотиваций, поскольку момент наступления его реакции детерминирован изменением его вторично-приоритетной мотивации (выпол-

нить демонстрацию с отступлением) под влиянием поведения самки.

В том случае, если самка продолжает приближаться к самцу, он отступает и производит эту демонстрацию в течение примерно 30 с, а затем поворачивается и медленно уплывает от самки. Скорость, с которой самец выполняет эту часть ухаживания, по-видимому, зависит от числа имеющихся у него сперматофоров (Halliday, 1976). Самцы, у которых более одного сперматофора, быстро осуществляют всю последовательность ухаживания, откладывают один сперматофор, а затем возвращаются к демонстрации с отступлением и повторяют этот процесс снова, как показано на рис. 25.8.

В брачном поведении самец играет более активную роль, чем самка, и, по-видимому, первый расходует имеющийся у него запас кислорода. Для тритонов характерно и кожное, и легочное дыхание, однако для осуществления мышечной деятельности им необходимо получать кислород именно через легкие. Поэтому один из участников брачного ритуала (обычно самец) может прервать его и подняться на поверхность воды, чтобы подышать. Когда это происходит в естественной среде, самец, вероятно, теряет возможность оплодотворить самку, поскольку она либо уплывает, либо за ней начинает ухаживать другой самец. Случаи, когда самцы прерывают процедуру ухаживания для того, чтобы подышать, чаще наблюдаются на ранних этапах брачного ритуала. И этого никогда не происходит на стадии передачи сперматофора. Однако довольно часто самцы всплывают, чтобы подышать, сразу после завершения процесса передачи сперматофора; это дает основание полагать, что такое изменение поведения происходит вследствие растормаживания (Halliday, Sweatman, 1976). Создается впечатление, что для тритона дыхание является второстепенной активностью в период передачи сперматофора и что оно растормаживается, когда поведение передачи сперматофора перестает иметь всеподавляющую приоритетность. Таким образом, временное распределение «дыхательных всплываний» сводит к минимуму риск «неиспользования» сперматофора (Halliday, 1977a). Как

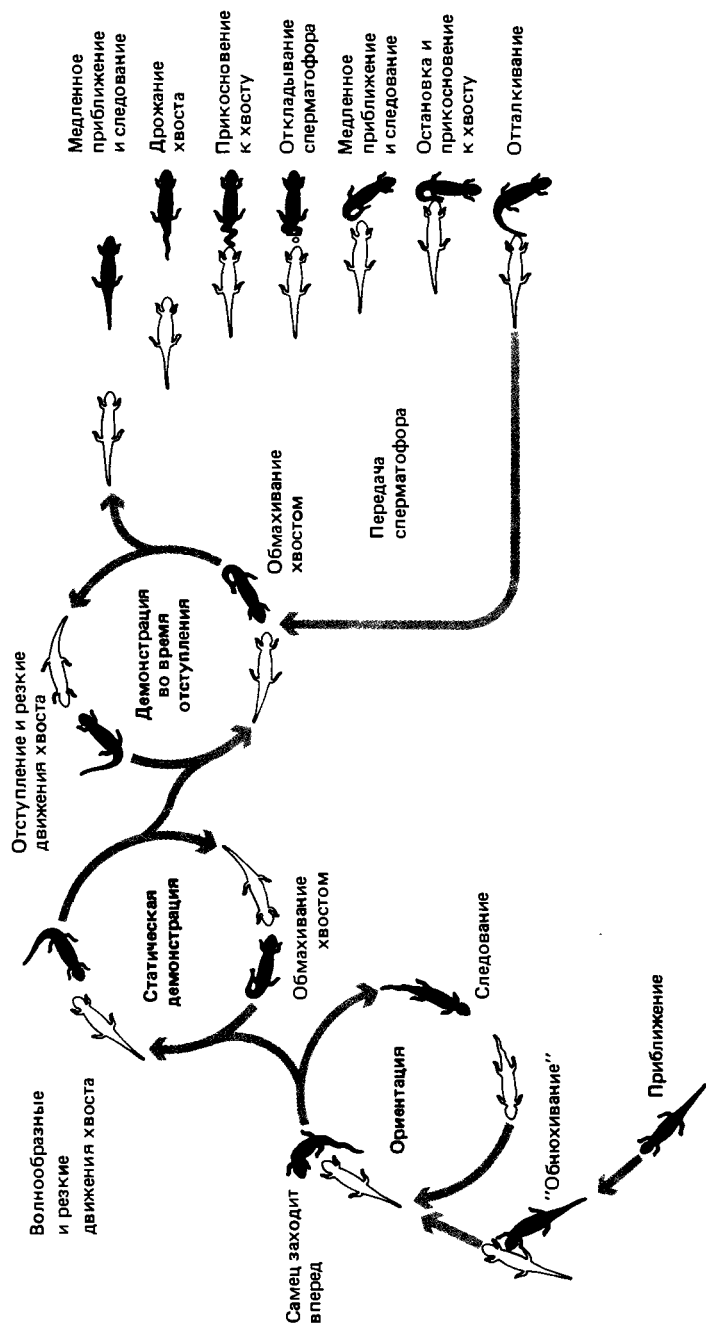


Рис. 25.8. Схема брачного ритуала у тритона *Triturus vulgaris*. Самец обозначен черным. (По Halliday, 1974.)

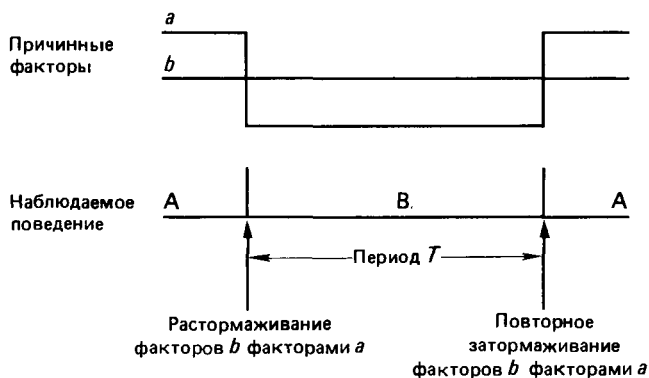


Рис. 25.9. Схема организации поведения в режиме разделения времени. Причинные факторы, определяющие активность А, растормаживают причинные факторы активности В на период времени T , а затем вновь затормаживают их, в результате чего опять наблюдается активность А.

показали наблюдения за брачным поведением тритонов в экспериментальных условиях, когда увеличивали или уменьшали содержание кислорода в атмосфере над аквариумом, кислородный запас оказывает существенное влияние на число всплываний и очень небольшое влияние на число отложенных сперматофоров (Halliday, 1977b). При недостатке кислорода тритоны компенсируют нехватку времени, которым они располагают, за счет ускорения брачного ритуала. Избыток кислорода оказывает противоположный эффект. По-видимому, самцы тритоны тратят на демонстрационное поведение максимум времени, которое они могут ему отвести в период между всплываниями. Имеются данные о том, что вероятность успешного оплодотворения самки зависит от продолжительности выполняемых самцом демонстраций (Halliday, 1974).

На этом примере можно видеть, что при некоторых обстоятельствах конкуренция мотиваций оказывается наиболее подходящей и вероятной формой организации переключения двух поведенческих активностей, особенно в том случае, когда соответствующий внешний стимул (например, поведение приближения самки тритона) изменяет мотивационное состояние животного. При появлении же хищника животного, чем бы оно ни было занято, скорее всего, прервет свою деятельность, поскольку у него внезапно усилится мотивация избегания опасности. Однако в другой ситуации для животного может оказаться важным закончить начатую деятельность (например, у тритонов – поведение переда-

чи сперматофора) и затормозить на это время другие мотивационные тенденции. Последующая поведенческая активность (к примеру, дыхание) проявляется после этого как результат растормаживания. Мы можем предположить также, что в некоторых обстоятельствах животному будет выгоднее прерывать свое текущее поведение и выделять время на то, чтобы осмотреться, нет ли поблизости хищников или соперников.

25.4. Разделение времени

В последовательности поведенческих актов могут проявляться различные комбинации конкуренции мотиваций и растормаживания. Но одна из таких комбинаций, которая представлена на рис. 25.9, вызывает особый интерес. В этом случае поведение В проявляется в результате того, что поведение А его растормаживает. По истечении времени T поведение А восстанавливается в результате конкуренции мотиваций. Если включение и продолжительность поведения В находится под контролем факторов, которые обычно регулируют поведение А, то говорят, что имеет место *разделение времени* (time-sharing) (McFarland, 1974). Суть этого явления состоит в том, что система, управляющая поведением А, определяет картину проявлений этого поведения и при этом периодически позволяет на короткий период времени проявиться какой-то другой активности. В таком случае говорят, что эта управляющая система является *доминантной активностью*, а активность, которая заполняет

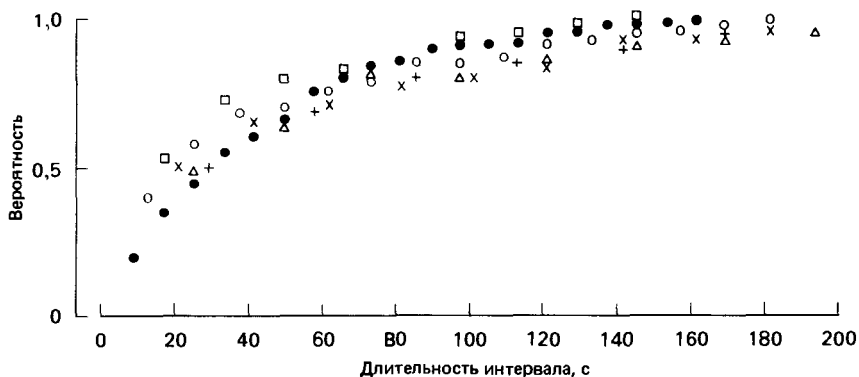


Рис. 25.10. Кривые распределения вероятности длительности интервалов между начальными моментами последовательных приемов пищи у горлиц, которые имели возможность получать как пищу, так и воду в условиях инструментального поведения. Различными символами обозначены результаты тестов, проведенных при разных скоростях получения подкрепления. (McFarland, Lloyd, 1973.)

перерывы в доминантном поведении, называется *субдоминантной активностью* (McFarland, 1974). Важно понимать, что это чисто описательная терминология и она ничего не говорит о возможных механизмах этого процесса. Предложен целый ряд различных механизмов, осуществляющих разделение времени (например, Ludlow, 1980), но мы их здесь рассматривать не будем. Для того чтобы определить, имеет ли место разделение времени в конкретной ситуации, можно использовать данные самого различного типа.

Данные с учетом обстоятельств. С точки зрения гипотезы о разделении времени можно дать вполне приемлемое объяснение целому ряду поведенческих наблюдений, даже если эта гипотеза непосредственно не проверяется. Так, например, исследуя инструментальное пищевое и питьевое поведение у египетских горлиц (*Streptopelia risoria*), мы с Айвором Ллойдом установили, что у горлиц, находящихся в состоянии голода и жажды, эти два вида поведения будут чередоваться (McFarland, Lloyd, 1973). Частота переключений, измеренная по поглощаемым количествам пищи и воды, в большей степени зависит от задаваемой скорости получения подкрепления. Однако вероятное распределение величин интервалов между начальными моментами каждого периода приема пищи оставалось одним и тем же для широкого диапазона скоростей получения подкрепления

даже в тех случаях, когда в экспериментах изменяли скорости поглощения воды и пищи (рис. 25.10). Эти данные исключают объяснение динамики поведения горлиц с точки зрения какого-то временного удовлетворения голода или жажды, поскольку любой процесс насыщения зависит от количества пищи или воды, поглощаемого в единицу времени. Наши результаты показывают, что временная организация поведения зависит не от количества поглощенного продукта, а от времени как такового. Очевидно, что гипотеза о разделении времени (в предположении, что прием пищи — доминантное поведение, а питье — субдоминантное) дает возможное объяснение этого явления.

Картина доминантного поведения. Когда последовательность поведенческих актов организована на основе принципа разделения времени, то ни сила мотивации субдоминантного поведения, ни наличие благоприятных условий для его проявления не должны никоим образом изменить картины доминантного поведения. Если можно показать, что временная картина какого-либо типа поведения не подвергается изменению в результате манипулирования мотивационными факторами, имеющими отношение к альтернативному виду поведения (даже если оно наблюдается как дополнение к доминантному), то в этом случае имеет место разделение времени. Можно привести целый ряд примеров

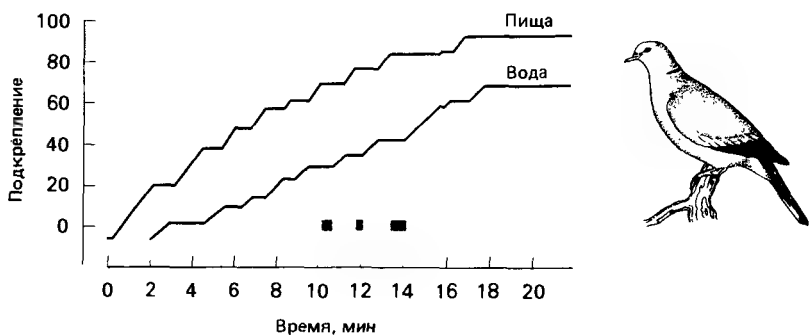


Рис. 25.11. Суммарное потребление пищи и воды голодной горлицей, которая получает их в условиях инструментального поведения. Серыми прямоугольниками обозначены другие виды поведения (не пищевое и не питьевое). (McFarland, 1974.)

такого явления. Мы с Ричардом Брауном обнаружили, что временная организация копулятивного поведения самцов крыс несколько не меняется после голодания в течение 2 сут, несмотря на то что при проведении тестов животные имели доступ к пище и во время пауз в копулятивном поведении жадно поедали корм (Brown, McFarland, 1979). Таким образом, паузы в копулятивном поведении оказываются запрограммированными и заполняются любой активностью, которая в этот момент имеет вторичный приоритет. Это классический пример разделения времени. Было показано, что у горлиц (McFarland, 1970b) и крыс (McFarland, 1974) ни возможность получения воды, ни степень жажды не оказывали влияния на конфигурацию кривой пищевого насыщения, несмотря на то что эти животные действительно пили воду во время пауз в пищевом поведении (рис. 25.11).

Эксперименты с маскировкой. Сущность этих экспериментов состоит в том, чтобы создать такую ситуацию, в которой можно было бы помешать проявлению текущего поведения, создавая в нем перерывы, длительность которых можно регулировать. При использовании этого метода предполагают, что если имеет место разделение времени, то временная организация последовательности поведенческих актов не будет изменяться при прерывании субдоминантного (но не доминантного) поведения. Это прерывание должно быть мотивационно нейтральным в том отношении, чтобы не вызвать нового мотивационного

состояния, такого, как страх или агрессия.

Однако эксперименты с маскировкой — это не такой уж безошибочный тест на выявление феномена разделения времени, как утверждает Хаустон (Houston, 1982). При оценке ситуации, где возможно разделение времени, необходимо принимать в расчет различные типы данных. На рис. 25.12 представлена основная ситуация, где действует принцип разделения времени. Относительные уровни причинных факторов, обуславливающих два вида поведения, обозначены линиями *a* и *b*. Вначале *a* имеет приоритет над *b*, и поэтому проявляется активность *A*. Затем уровень фактора *a* падает, в результате чего происходит растормаживание *b* и наблюдается поведение *B*. Спустя некоторое время *a* вновь тормозит *b*, и снова проявляется поведение *A*. Трудность заключается в том, чтобы показать, что момент начала и продолжительность проявления деятельности *B* зависят от системы, которая регулирует поведение *A*.

На рис. 25.12. показаны возможные результаты прерывания поведения. На графике *I* показана ситуация, где такого прерывания нет. На графике *II* — ситуация с кратковременным прерыванием поведения *B*; после перерыва поведение *B* восстанавливается, поскольку этот перерыв заканчивается до того, как поведение *B* вновь затормаживается поведением *A*. На графике *III* показана ситуация с более длительным прерыванием деятельности *B*. В данном случае момент времени, когда должно было закончиться поведение *B*, приходится

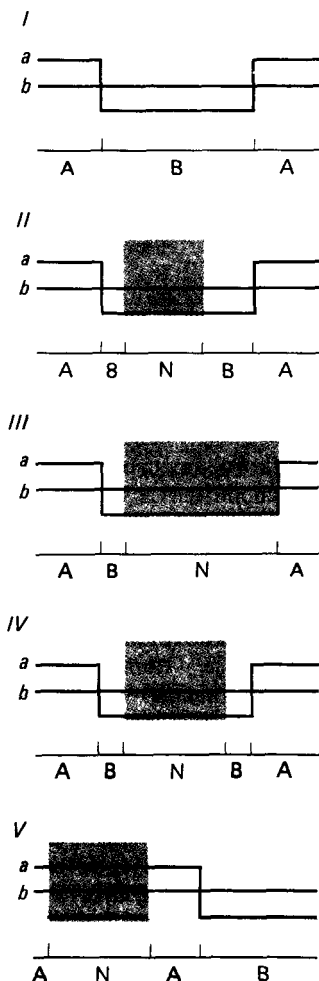


Рис. 25.12. Возможные следствия прерывания поведенческой реакции (показано цветным прямоугольником) в том случае, когда поведение организовано по принципу разделения времени. Относительные уровни причинных факторов представлены линиями *a* и *b*. А и В – наблюдаемые поведенческие реакции. N – период, когда не наблюдается ни активности А, ни активности В. (По McFarland, 1974.)

на время прерывания. В конце этого прерывания причинный фактор *a* уже вновь заявляет о себе, и поэтому теперь проявляется поведение А. В ситуации IV продолжительность прерывания такова, что оно почти полностью маскирует проявление субдоминантной активности В. В ситуации V помеха той же самой продолжительности

препятствует поведению А, но следствием этого оказываются просто задержка этого поведения и сдвиг момента растормаживания фактора *b* фактором *a* на более позднее время. Основное логическое умозаключение, которое иллюстрирует рис. 25.12, состоит в том, что нейтральные помехи отодвигают проявление доминантной активности и маскируют проявление субдоминантного поведения.

К настоящему времени проведено очень много экспериментальных проверок этих идей, и благодаря методу маскировки удалось получить данные о том, что в самых различных ситуациях имеет место явление разделения времени. Это относится к поведению ухаживания у колюшек (Cohen, McFarland, 1979), а также к пищевому и питьевому поведению свиней (Sibly, McCleery, 1976) и горлиц (McFarland, 1974). Мы закончим этот раздел простым примером явления разделения времени, который иллюстрирует некоторые его основные черты.

Рыбка, относящаяся к роду *Amphiprion*, знаменита благодаря своей симбиотической связи с актиниями (см. обзор Mariscal, 1970a). *Amphiprion* извлекает пользу из этой связи за счет того, что оказывается защищенным от хищников, у него снижается чувствительность к некоторым заболеваниям, и он получает возможность питаться жертвами и отходами питания актиний. Последние в свою очередь выигрывают в том отношении, что на них меньше нападают хищники – в результате территориального поведения амфиприона, а также в том, что рыбки удаляют паразитов и пищевые отбросы. Кроме того, некоторые виды амфиприонов, например *Amphiprion xanthurus*, часто приносят своим хозяевам-актиниям большие куски пищи. Один из аспектов этой взаимосвязи, который привлекает заметное внимание исследователей, – это выяснение природы защиты рыбки от действий стрекательных клеток актинии, которая сформировалась в процессе эволюции (Davenport, Norris, 1958). У исследователей нет единого мнения относительно того, в каком из двух организмов: у актинии или рыбки происходят адаптивные изменения, обеспечивающие неуязвимость рыбки по отношению к действию стрекательных

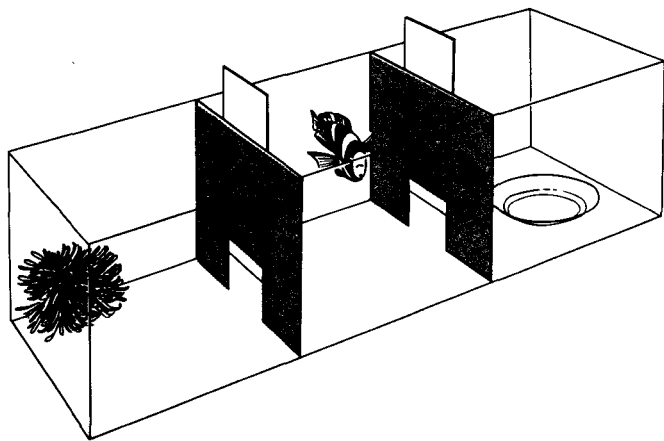


Рис. 25.13. Экспериментальная установка для исследования поведения в режиме разделения времени у амфиприона. В одном конце аквариума помещали актинию, в другом блюдце с пищей. Крайние отсеки аквариума отделены двумя непрозрачными перегородками с отверстиями, которые закрываются выдвижными дверцами.

тельных клеток. Однако в одном исследователи единодушны: такая защита могла появиться лишь в результате достаточно продолжительного совместного существования. Было показано, что для восстановления симбиоза при разделении этих организмов на один час необходима определенная реакклимация, а при разделении на период свыше 20 ч обычно требуется полная реакклимация (Mariscal, 1970b).

Чем бы ни объяснялось поведение амфиприона — необходимостью прятаться от хищников или защищать свою территорию или же потребностью в поддержании взаимоотношений с актинией, — в естественных условиях ее редко можно видеть далеко от своего хозяина (Mariscal, 1970a). Если сильное давление естественного отбора заставляет амфиприонов никогда не уплывать далеко от своих хозяев, то можно ожидать, что у них должен существовать какой-то механизм приближения к актинии, обеспечивающий постоянное пребывание рыбы около нее. Одним из таких возможных механизмов является механизм разделения времени. Коен (Cohen, 1979) провел предварительный эксперимент для проверки гипотезы о том, что внутренний механизм, управляющий переключениями амфиприона с пищевого поведения на поведение приближения к актинии, может функционировать по принципу разделения времени.

Для этого использовали аквариум размером 31 × 71 см, наполненный морской водой. С помощью двух непрозрачных

плексигласовых перегородок он был разделен на три равных отсека. В центре каждой перегородки находилась выдвижная дверца с дистанционным управлением. В одном концевом отсеке находилась актиния, которую рыбка воспринимала как своего хозяина. В другом концевом отсеке стояло блюдце; рыбка была приучена получать из него всю свою пищу. Центральный отсек в свою очередь был разделен пополам еще одной непрозрачной перегородкой (на рис. 25.13 она не показана) с отверстием, расположенным вблизи передней стенки. Эта перегородка предназначалась для того, чтобы увеличить время перемещения рыбки между пищей и актинией, в результате чего во время этого перемещения рыбку можно было «поймать в ловушку». Кроме того, благодаря этой перегородке рыбка не могла видеть пищевого отсека или отсека с актинией, когда находилась в противоположном конце аквариума.

В работе были использованы два экспериментальных режима подкрепления, в соответствии с которыми в аквариум через перегородку бросали 20 маленьких кусочков мяса кальмара (примерно 5 × 5 мм). В режиме *ad libitum* рыбке давали кусочек мяса, когда она заплывала в пищевой отсек. Кроме того, она получала еще по кусочку мяса через каждые 10 с, если оставалась в этом отсеке. При другом режиме подкрепления режиме «одноминутных переменных интервалов» очередной кусочек пищи давали рыбке только в том случае, если она находилась в пищевом

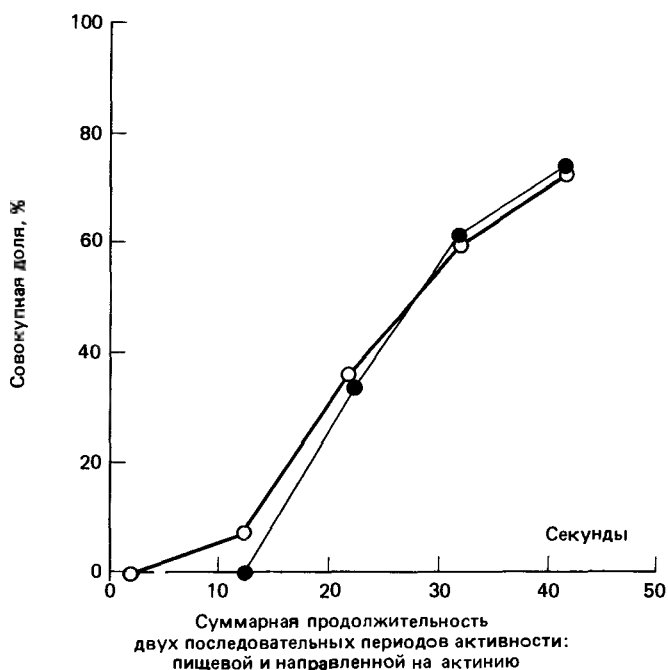


Рис. 25.14. Распределение суммарных длительностей последовательных периодов пребывания амфиприона в пищевом отсеке и в отсеке с актинией в экспериментах с подкреплением в режиме *ad libitum* (белые кружки) и в режиме «одноминутных переменных интервалов» (черные кружки). (Cohen, 1979.)

отсеке и с момента получения предыдущего кусочка проходило определенное время. Временные интервалы между моментами дачи пищи изменялись в случайном порядке в пределах от 10 до 20 с, а в среднем составляли 1 мин. Рыбка получала пищу только один раз в день, и для того, чтобы минимизировать влияние насыщения, использовали только данные, полученные при первых 10 подкреплениях.

Во время некоторых экспериментов рыбу запирали на 10 или 20 с в центральном отсеке, когда она переплывала от пищи к актинии или, наоборот, от актинии к пище. Поскольку амфиприоны весьма пугливы, нужны были многократные тренировки, чтобы они привыкли к такому прерыванию их поведения и освоились с соответствующим режимом кормления.

Наиболее типичное поведение амфиприона представляло собой попеременное плавание к пище и к актинии. После получения пищи она чаще всего стремительно уплывала к актинии и только в редких случаях оставалась и ожидала следующего кусочка пищи. Поскольку рыбка после получения пищи очень скоро начинала плыть к актинии и такое поведение было предсказуемым, возникает предположение, что это

изменение поведения является результатом растормаживания. Часто бывало и так, что рыбка возвращалась к актинии, не получив пищи; однако в этих случаях время, когда рыбка переключалась на это поведение, было гораздо более переменным. Когда рыбка возвращалась к актинии с пищей, она часто «выплевывала» ее в центр ротового диска актинии. Такое поведение чаще наблюдалось к концу эксперимента, но его не всегда можно было уловить и, следовательно, зарегистрировать.

Применение того или иного режима подкрепления оказывает удивительное влияние на характер переключения рыбки с пищи на актинию и обратно. При использовании режима *ad libitum* визиты рыбки к актинии были значительно более продолжительными, а к пище — более короткими, так что суммарная продолжительность цикла визитов пища — актиния оставалась неизменной (рис. 25.14). Таким образом, время между началом одного плавания рыбки за пищей и началом следующего не зависело от времени, которое уходило на получение пищи, и от того, получила ли она пищу вообще. Находясь в отсеке с актинией, рыбка просто заполняла время, остающееся после пищедобывания. Этот

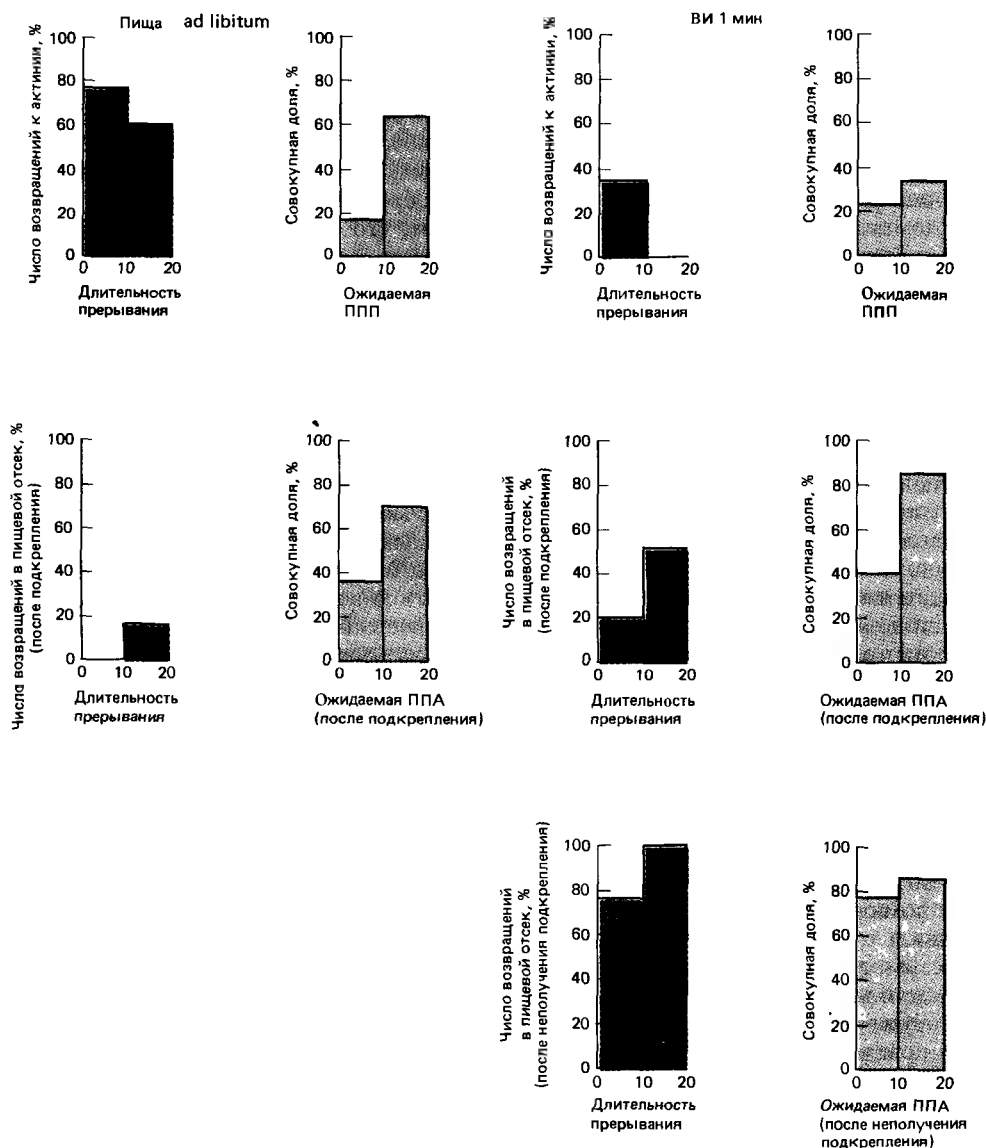


Рис. 25.15. Относительное число возвращений амфиприона к активности или назад в пищевой отсек после того, как его передвижения из одного отсека в другой прерывали (темнозеленые столбики) в сравнении с предполагаемым поведением рыбки при отсутствии помех (светлозеленые столбики). ППА продолжительность посещения активности; ППП продолжительность посещения пищевого отсека. На графиках показано относительное число возвращений рыбки после короткого (10 с) и длинного (20 с) перерывов в ее поведении в экспериментах с пищевым подкреплением в режиме *ad libitum* и в режиме одномоментных вариабельных интервалов (ВИ 1 мин).

результат, следовательно, вполне объясним на основе гипотезы об организации поведения в режиме разделения времени.

Исходя из этой гипотезы, можно, в частности, сделать такое предсказание: поведение рыбки после того, как ее перемещение

из одного отсека в другой будет прервано, должно зависеть как от направления перемещения, так и от длительности периода прерывания. Если рыбка была заперта в то время, когда она плыла к отсеку, где осуществляется субдоминантное поведение,

она будет продолжать плыть в ту же сторону только в том случае, если время прерывания будет короче ожидаемой продолжительности субдоминантного поведения посещения соответствующего отсека. Напротив, если рыбку запирают в тот момент, когда она плывет для того, чтобы выполнить доминантное поведение, она после этого перерыва всегда будет продолжать свое прерванное поведение независимо от того, какой длительности будет этот перерыв. На рис. 25.15 схематически представлены данные о поведении, проявляющемся после вынужденного перерыва, а также об ожидаемом поведении в отсутствие перерыва. Результаты этого эксперимента дают основание предположить, что существует временная структура пищедобывательного поведения амфиприона, в соответствии с которой плавание за пищей начинается через регулярные промежутки времени независимо от вероятности успеха. Кроме того, эти результаты наводят на мысль, что такая временная структура переключения рыбы с пищедобывания на посещение актинии может быть следствием действия механизма разделения времени, причем тенденция находиться в отсеке с актинией является субдоминантной и растормаживается на ограниченный период времени в промежутках между проявлениями доминантного поведения – пищедобывания.

Заметим, что эти тесты с прерыванием активности вскрывают то обстоятельство, что статусы пищедобывательного поведения и поведения посещения актинии неодинаковы. Одна деятельность в результате перерыва задерживается, а другая – маскируется. Это фундаментальная асимметрия, типичная для режима разделения времени. Все это создает трудности для сторонников той точки зрения, согласно которой принятие решения – это прежде всего вопрос конкуренции различных поведенческих тенденций.

25.5. Процесс оптимального принятия решения

До сих пор в этой главе мы обсуждали механизмы, которые обеспечивают принятие решения у животных. Начав с прос-

тых эмпирических правил принятия решений, мы рассмотрели возможность того, что конкуренция мотиваций представляет собой основной принцип принятия решения, который использует большинство животных. Напротив, операциональный подход к проблеме принятия решения предполагает, что существует разделение на доминантный и субдоминантный виды деятельности, и мы обсудили вопрос о том, каким образом в различных экспериментальных условиях можно проверить эту возможность. Теперь мы подошли к следующему вопросу: действительно ли животные принимают решения, которые являются для них самыми полезными с точки зрения приспособленности? Другими словами, можно ли считать их поведение оптимальным?

Что означает, когда мы говорим, что животное ведет себя оптимальным образом? Можно по-разному подойти к ответу на этот вопрос. Во-первых, животное может вести себя оптимально или неоптимально с точки зрения естественного отбора. При этом рассмотрение оптимальной организации животных относится как к временной организации поведения, так и к их анатомическим особенностям. Поэтому можно ожидать, что животные тратят свое время, вероятнее всего, таким образом, чтобы максимизировать свою приспособленность. Однако отсюда не следует, что мы можем ожидать, чтобы отдельное животное в естественной среде обитания вело себя оптимальным образом. Генотипическое разнообразие отдельных организмов, неоднородность среды обитания и «запаздывание» эволюционного процесса (требуется определенное время, чтобы естественный отбор «догнал» происходящие в окружающей среде изменения) – все это в совокупности делает маловероятным, чтобы животное когда-либо могло быть абсолютно приспособлено к своей нише. Тем не менее полезно себе представить животное, которое было бы полностью адаптированным, т. е. чье поведение представляло бы собой «наилучшую покупку» эволюции; мы могли бы тогда точно определить, что именно должно было делать животное, чтобы оказаться идеально приспособленным. Это – своеобразное упражнение в

объяснении поведения с *функциональной* точки зрения.

Во-вторых, животное может быть, а может и не быть своеобразным «оптимизирующим устройством», поведение которого соответствует набору заложенных в нем критериев. Для примера представим себе животное, имеющее внутреннее представление о цели, которой оно пытается достичь. В таком случае мы могли бы спросить о том, наилучший ли путь выбирает животное для достижения своей цели. Совершенно очевидно, что это уже совсем другой вопрос по сравнению с рассмотренным выше. Животное может достигать своей цели наилучшим возможным способом, но цель его может быть не самой подходящей целью. С эволюционной точки зрения отдельное животное может быть сформировано таким образом, чтобы оптимизировать свое поведение на основе определенных внутренних критериев, но эти критерии могут не максимизировать приспособленность. Рассмотрение этого второго типа оптимизации – это уже упоминание в объяснении поведения с точки зрения *причин* его возникновения. В этой главе мы разясним различия между функциональным и причинным аспектами оптимальности.

25.6. Основные принципы оптимального поведения

Поведение, которое кажется явно адаптивным, или хорошо спланированным, может быть либо результатом использования животным простейших эмпирических правил поведения, либо представлять собой когнитивное, или намеренное, поведение (см. разд. 26.7). Например, ребенок может пересечь улицу в соответствии со строгими правилами уличного движения. Если ребенка хорошо обучили, то его поведение при переходе дороги будет автоматизированным. Взрослый же человек, который не обучался этим правилам, например иностранец, будет обдумывать, как перейти улицу, оценивать скорость и характер движения приближающегося транспорта и т. д. Внешняя картина поведения ребенка и взрослого при переходе через улицу может быть практически неотличимой, но в од-

ном случае это поведение осуществляется на основе простейших эмпирических правил, а в другом – на основе познания.

Можно обеспечить оптимальность поведения посредством простого набора правил. Пример такого рода мы находим в работе Грина (Green, 1983), проанализировавшего правила остановки, которые должны обеспечивать оптимальность пищедобывательного поведения. В своей работе Грин предположил, что животные-жертвы распределены по различным участкам земли, которые различаются по качеству, и на лучших из них хищники гораздо быстрее ловят свою добычу. В разных условиях среды распределение участков по качеству будет различным. Предполагается, что хищник в состоянии различать типы кормных участков, только оценивая свой успех на каждом из них. Хищник не возвращается на тот участок, где он уже побывал, и систематически обследует каждый участок до тех пор, пока не решит оставить его и перебраться на другой.

Оптимальную стратегию пищедобывания можно охарактеризовать правилом остановки, которое определяет, когда именно хищнику следует оставить данный участок. В любое время хищник может решить, уйти или остаться на данном участке, чтобы продолжать поиски жертвы. Грин показывает, что наилучшее правило остановки – это то, в основу которого положено количество добычи как функция времени, потраченного на обследование данного участка. Альтернативные правила остановки включают в себя: *наивную стратегию*, при которой хищник полагается на знание средней вероятности обнаружения жертвы на каждом участке; *всеведущую стратегию*, при которой хищник может оценить качество каждого участка, не обследуя его, и таким путем может избежать бедных добычей участков, и, наконец, *стратегию учета мгновенной скорости пищедобывания*. При этой стратегии хищник покидает участок охоты, когда эта скорость падает ниже критического уровня. Наилучшая стратегия, по Грину, подразумевает оценку качества участка по мере его обследования. Эта стратегия продуктивнее, чем наивная стратегия и стратегия учета мгновенной скорости пищедобыва-

ния. Она также более продуктивна, чем всеведущая стратегия, потому что предъявляет меньше требований к способности отдельного животного производить расчеты. Стратегию Грина можно представить в виде простого правила: оставаться на участке столько времени, пока больше половины обследованных мест приносит добычу, в противном случае – уходить. Эта стратегия может быть осуществлена посредством простого механизма.

Вааге (Waage, 1979) предположил, что существует простой механизм принятия решения, которым пользуются паразитирующие осы в поисках подходящего хозяина, на которого они могли бы отложить яйца. Прилетев на подходящее место, оса начинает разыскивать нужных ей животных; ее реактивность (тенденция повернуть назад внутри обследуемого участка при достижении его границы) при этом характеризуется каким-то начальным уровнем, устанавливающимся на основе химического стимула, выделяемого на этом участке животными-хозяевами. Такой уровень реактивности осы со временем линейно уменьшается до тех пор, пока не достигнет некоторого порогового уровня или пока оса не столкнется с искомым животным. После каждого откладывания яйца уровень реактивности осы возрастает на величину, которая зависит от времени, прошедшего после предыдущей кладки. Этот процесс продолжается до тех пор, пока реактивность в конце концов не снизится до пороговой величины, и тогда оса улетает с этого участка.

Модели Грина (Green, 1980; 1983) и Вааге (Waage, 1979) дают сходные результаты. Однако при этом важно помнить, что у Грина это *функциональная* модель, которая точно определяет, что именно животному следует делать, чтобы достигнуть наилучшего результата. Модель Вааге *механистическая*, и она построена на основе представлений о непосредственных причинах возникновения поведения.

Один из методов, с помощью которого можно определить, следует ли животное в выборе своего решения тем или иным фиксированным правилам, состоит в том, чтобы каким-то образом избирательно вмешиваться в его поведение. Например, при

исследовании поведения роющих ос (*Amphophila campestris*) Берендс (Baerends, 1941) обнаружил, что перед тем, как отложить яйцо, самка роет норку, убивает или парализует гусеницу бабочки, несет ее к норке, откладывает на гусеницу яйцо и прячет ее в норке. Эту процедуру самка осы повторяет затем при откладывании второго и каждого последующего яйца. Тем временем созревает первое яйцо, и личинка начинает пожирать гусеницу. Теперь оса возвращается к первой норке и добавляет в нее новых гусениц. После этого в зависимости от обстоятельств она может приступить к изготовлению новой норки или будет снабжать гусеницами вторую норку. Таким образом самка осы может обслуживать до пяти гнезд одновременно (рис. 25.16).

Берендс обнаружил, что осы каждое утро проверяют все норки, прежде чем отправиться в свои «охотничьи угодья». Забирая гусениц из норки, Берендс мог заставить осу приносить больше пищи, чем обычно; добавляя гусениц, он мог заставить ее приносить меньше пищи. Однако он мог таким образом управлять поведением осы только в том случае, если производил изменения в гнезде перед первым ежедневным посещением норки осой. Если же такие изменения совершались в течение дня после этого момента, они не вызывали никакого эффекта. По-видимому, самка осы руководствуется какими-то простыми правилами. Существует стандартный порядок действий, необходимых для откладывания яйца, который предусматривает рытье норки и заготовку гусеницы. Кроме того, имеется стандартный распорядок проверки ранним утром всех норок, в ходе которого обычно устанавливается, в какое гнездо в течение дня необходимо принести пищу. И наконец, существует стандартный порядок прекращения этой деятельности, в соответствии с которым оса закрывает гнездовую норку, когда в ней окажется достаточное число гусениц. Хотя она и способна при посещении гнезда оценить количество запасенной в нем пищи, она не всегда использует эту способность. Более того, каждая из стандартных последовательностей действий, будучи начата, продолжается до полного завершения. Так, например, оса будет приносить и прино-

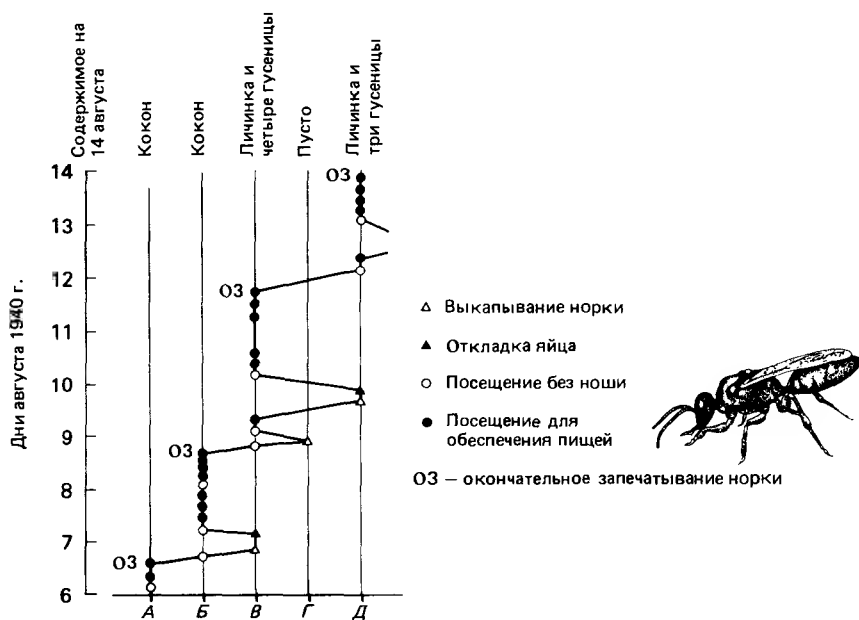


Рис. 25.16. Диаграмма гнездового поведения роющей осы (*Ammophila*). (По Baerends, 1941.)

силь в гнездо гусениц, если их систематически каждый раз удалять из гнезда, как только оса их принесет. Этот пример показывает, что сложное поведение может быть запрограммировано в виде набора жестких правил. Оса ведет себя наподобие автомата, хотя у нее и есть некоторые стандартные программы поведения, позволяющие ей выходить из затруднительного положения, например удалять из норки какие-то препятствия.

Как мы уже видели ранее, прерывание поведения животного при определенных обстоятельствах маскирует поведение, которое должно было бы проявиться, если бы не было этого перерыва. Такая ситуация разделения времени предполагает, что животное следует определенным правилам, которые определяют организацию и приоритетность поведенческих актов в общей картине поведения. Рассмотрим конкретный пример. Когда голодная горлица (*Streptopelia*) ест, либо выбирая зерна из кучи, либо получая пищу в камере Скиннера, в ее поведении можно наблюдать типичные паузы длительностью в несколько минут (см. рис. 25.11). Что будет делать горлица во время этих пауз, зависит от обстоятельств. Если птица имеет доступ к

воде, она будет пить. В противном случае она может чистить перья или просто неподвижно стоять. В экспериментальных условиях было показано, что на время возникновения этих пауз никакого влияния не оказывает манипулирование мотивационными факторами вторичного приоритета, например изменением уровня жажды. В одном из экспериментов голодным горлицам к каждому крылу прикрепили по канцелярской скрепке. Во время еды горлицы не обращали на скрепки никакого внимания, тогда как во время пауз они пытались от них отделаться. Однако наличие канцелярских скрепок не оказывало влияния на характер пищевого поведения и не меняло временного распределения пауз (McFarland, 1970b). Создается впечатление, что в пищевом поведении горлицы как бы запрограммированы на строго определенное время паузы и что правила, которые регулируют пищевое поведение горлиц, не находятся под каким бы то ни было влиянием со стороны других мотивационных факторов, например жажды или стремления чистить перья, если только эти тенденции не станут сильнее, чем пищевая. Это типичный случай явления разделения времени.

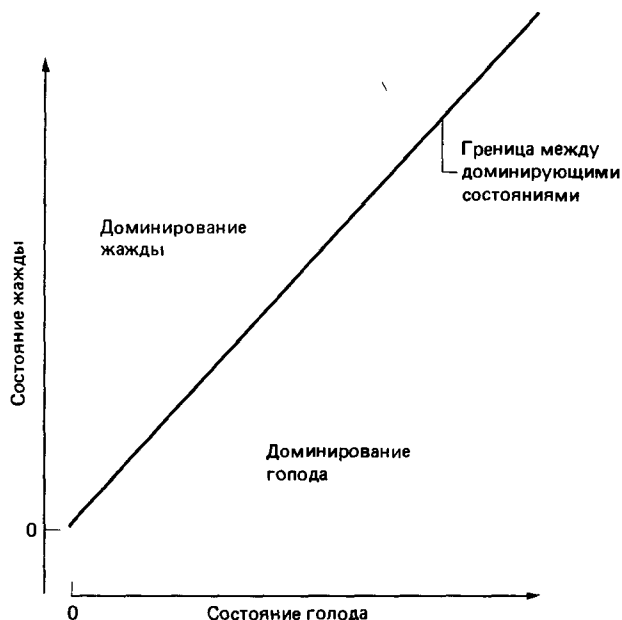


Рис. 25.17. Граница между состояниями животного, в которых доминируют голод и жажда.

Если каким-то путем прервать пищевое поведение голодной горлицы, то обычно после перерыва она продолжит это поведение. Но если прервать процесс питья воды, то, как правило, он будет маскироваться, если перерыв будет достаточно большим (McFarland, Lloyd, 1973). В экспериментальной ситуации с инструментальным поведением, где горлицы для получения пищи и воды должны клевать светящиеся клавиши, прерывания текущей деятельности можно добиться простым выключением подсветки клавиши. Птицы быстро научатся прекращать клевание, когда эти клавиши не светятся. В условиях свободного пищевого и питьевого поведения прерывания поведения можно достигнуть, если экспериментальную комнату примерно на минуту погрузить в темноту. При сравнении оказалось, что эти два типа прерывания деятельности горлиц оказывают одинаковый эффект (Larkin, McFarland, 1978).

Разделение времени при пищевом и питьеом поведении горлиц послужило объектом многочисленных экспериментов, целью которых было обнаружить правила, на основе которых птица принимает решение, есть ей или пить. Результаты показывают, что, во-первых, в экспериментах может доминировать либо питьевая, либо пищевая деятельность (McFarland, Lloyd,

1973; McFarland, 1974). Во-вторых, линия, отражающая границу (рис. 25.17) между доминированием голода и доминированием жажды, не меняет своего положения ни при повторных опытах, ни при различных начальных уровнях голода и жажды животного, ни при изменении результатов пищевого и питьевого поведения (Sibly, McCleery, 1976). Однако если в ходе эксперимента изменять мотивационное состояние птицы, то может показаться, что произойдет поворот графика, отражающего *границу между доминирующими состояниями* (рис. 25.18). Теоретический анализ этой ситуации показывает, что никакого реального изменения в положении границы доминирующих состояний не происходит. Это кажущееся изменение обусловлено используемой экспериментатором системой координат, потому что мотивационное состояние животного обычно изображается в двух измерениях, тогда как здесь необходимо учитывать и другие измерения (McFarland, Sibly, 1975). Величина этого кажущегося поворота границы доминирующих состояний оказалась полезным показателем для измерения силы мотивационных факторов, таких, как величины привлекательности пищевого и питьевого подкреплений (Sibly, 1975), эффективность внешних стимулов, которые сиг-

нализируют о доступности пищи и воды (McFarland, Sibly, 1975; Beardsley, 1983), и затраты (оцениваемые самой птицей) на смену пищевого поведения на питьевое и наоборот (Larkin, McFarland, 1978). В целом создается впечатление, что и внутренние, и внешние факторы оказывают какое-то влияние на тенденции пищевого и питьевого поведения и что эти тенденции конкурируют за доминирование (McFarland, 1974). Заняв доминирующее положение, победившая система периодически предоставляет время для осуществления другой (субдоминантной) деятельности. Почему поведение организовано именно таким образом, остается загадкой.

Вполне возможно, что в пищевом поведении горлиц паузы представляют собой часть стратегии поведения, направленной на обнаружение хищников. Находясь в стае, отдельные птицы имеют возможность тратить больше времени на добывание пищи и меньше – на то, чтобы следить, не появится ли хищник (Barnard, 1980; Bertam, 1980; Elgar, Catterall, 1981). Лендрем (Lendrem, 1983) обнаружил, что горлицы, питаясь в одиночку, тратят около 25% времени из двухминутного периода пищевого поведения на то, что оглядываются по сторонам, а когда рядом есть другие птицы – около 20%. Однако эта разница была гораздо более выраженной, если горлицы незадолго до этого видели поблизости хищника (хорька). В этой ситуации одинокие горлицы тратят около половины времени на то, чтобы осматриваться вокруг, тогда как в присутствии двух других птиц у них уходит на это только 25% времени. Время, затрачиваемое не на добывание пищи, уменьшалось еще больше, когда число птиц в стае возрастало. По мере увеличения размера стаи горлицы получали пищу быстрее, в то же время общая скорость добывания пищи снижалась, если они недавно видели хищника. Как показывает детальный анализ пищевого поведения горлиц, в ситуациях риска у них снижается скорость добывания пищи, тогда как паузы между приемами пищи увеличиваются. Таким образом, они питаются медленнее, когда находятся одни в незнакомом окружении и вскоре после того, как видели хищника. Особенно увеличи-

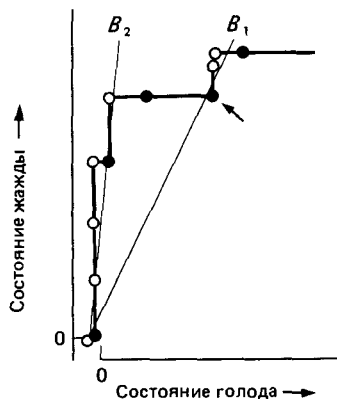


Рис. 25.18. Кажущийся поворот границы между доминирующими состояниями. В результате экспериментальных манипуляций (обозначено стрелкой) создается впечатление, что граница сдвигается из положения B_1 в положение B_2 . Новое положение границы определяли в эксперименте, в котором все субдоминантное поведение максимизировали прерыванием. Черными кружками обозначены состояния, в которых доминирует голод, а белыми в которых доминирует жажда. (По McFarland, 1974.)

вается при этом период времени после каждого клевка, когда горлица стоит с поднятой головой; возможно, что это повышает способность птицы заметить хищников.

Скорость добывания пищи снижается также и в том случае, когда горлицам приходится отличать пригодную пищу от непригодной. Добавляя хлорид лития к пище горлиц в сочетании с определенными условиями кормления, можно научить этих птиц, как и многих других животных, избегать пшеничных зерен, окрашенных в определенный цвет (Lendrem, McFarland, 1985). Наученные птицы ведут себя таким образом, как если бы зерна этого цвета были ядовитыми. Например, одни птицы избегают желтых зерен, а другие – красных. Когда таким горлицам дают смесь красных и желтых зерен, им приходится различать эти два типа зерен, чтобы избежать зерен того цвета, к которому у них образовалось отвращение. Птицы, которые добывают пищу из смеси «ядовитых» и безвредных зерен, питаются медленнее, чем птицы, которым дается смесь из «неядовитых» зерен различного цвета (Lendrem, McFarland, 1985).

Если горлица питается медленнее обычного, поскольку ей приходится отличать безвредные зерна от ядовитых, то можно думать, что у нее ослаблена способность обнаруживать хищников, поскольку она обращает больше внимания на пищу. На самом же деле скорость реагирования горлиц на пролетающую над их головой модель ястреба повышается, если горлицам дают смесь ядовитых и безвредных зерен (Lendrem, McFarland, 1985). Птицы, которым предварительно показали хищника (и которые поэтому клюют зерна с пониженной скоростью), быстрее реагируют на модель ястреба, чем птицы, которым приходится отличать безвредную пищу от ядовитой. Таким образом, создается впечатление, что более медленное питание, какой бы причиной оно не вызывалось, увеличивает способность птицы обнаруживать хищников. Эти данные согласуются с представлением о том, что высокая скорость добывания пищи (или другого поведения) связана с большими затратами.

Что же произойдет, если мы еще усложним задачу по различению зерен, положив их на таком фоне, где они будут плохо различимы? Как и следовало ожидать, произойдет дальнейшее снижение скорости пищевого поведения (рис. 25.19). Отчасти это может быть связано с тем, что птицы должны обращать больше внимания на добывание пищи, но это может быть и проявлением активной тактики, направленной на то, чтобы не терять бдительности. Горлицы, которые выбирают безвредные зерна из смеси с ядовитыми на таком фоне, где они плохо различимы, быстрее замечают модель ястреба, чем птицы, выбирающие хорошо различимые зерна (рис. 25.20) (Lendrem, McFarland, 1985). Однако птицы, которые выбирают подходящие зерна в условиях низкой их различимости, совершают больше ошибок (едят больше ядовитых зерен) и реже делают паузы в пищевом поведении, чем птицы, питающиеся хорошо различимыми зернами. Таким образом, совершенно очевидно, что существует определенный баланс между требованиями бдительности и требованиями пищедобывания.

В заключение следует сказать, что, по всей вероятности, горлицы, которые по-

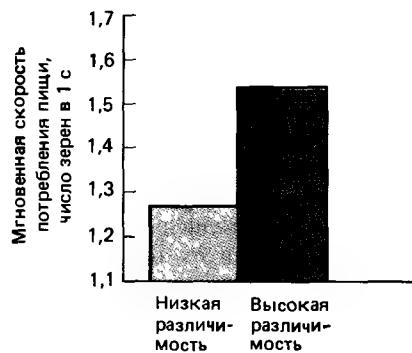


Рис. 25.19. Скорость поглощения пищи горлицами, которым была предложена смесь «ядовитых» и безвредных зерен, в условиях, когда зерна этих двух типов трудно (низкая различимость) или легко (высокая различимость) отличить друг от друга. (Lendrem, McFarland, 1985.)

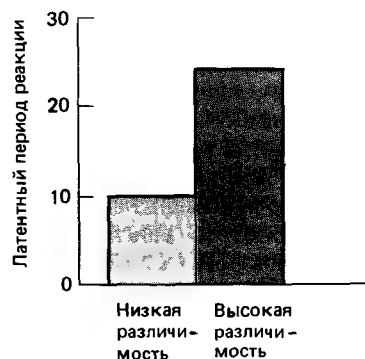


Рис. 25.20. Латентные периоды реакции на модель ястреба у горлиц, которые питаются в условиях низкой и высокой различимости пищи (рис. 25.19). Обратите внимание на то, что горлицы в условиях низкой различимости зерен хотя и питаются медленнее, зато быстрее реагируют на потенциального хищника. Эти результаты позволяют предположить, что пониженная скорость поглощения пищи при поедании плохо различимого зерна обусловлена не тем, что для различения зерен птица должна сосредоточить на этом все внимание, а скорее тем, что эта ситуация более опасна (вследствие повышенной вероятности проглотить «ядовитое» зерно), и поэтому горлицы обращают больше внимания на окружающую обстановку, в целом. (По Lendrem, McFarland, 1985.)

едают пищу быстро, имеют меньше шансов заметить хищников. Когда горлицы насторожены, т. е. когда они находятся в незнакомой обстановке, или в одиночестве, или в ситуации, где они недавно видели хищника, горлицы поедают пищу медленнее. Однако у горлиц существует целый ряд различных способов, с помощью которых они могут снизить общую скорость поедания пищи. Например, они имеют возможность чаще делать паузы, удлинять их или уменьшать скорость собственно поедания пищи. Эти способы могут увеличить шансы заметить хищника. Есть некоторые указания на то, что эти различные методы компенсируют друг друга (Lendrem, McFarland, 1985). Вполне возможно,

что горлицы полагаются на то, что смогут обнаружить необычное движение во время подъема головы после каждого клевка, а паузы делают, чтобы время от времени оглядеться вокруг. Не исключено, что, делая паузы в клевании, птица может потратить некоторое время на чистку перьев или питье, — это пример феномена, называемого разделением времени. В настоящее время мы не обладаем достаточными знаниями о зрении птиц, чтобы подтвердить эти гипотезы. Мы также не знаем, используют ли птицы какой-то сложный набор правил принятия решений или же их поведение регулируется посредством когнитивных процессов.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Животные могут принимать решения на основе простых эмпирических правил, которые помогают им приспособиться к конкретным особенностям окружающей среды.
2. Если при манипулировании второй по приоритету активностью изменяется распределение во времени переключений животного с одной деятельности на другую, то можно сделать вывод, что эти переключения обусловлены конкуренцией мотиваций. Если же это распределение не меняется, то такие переключения вызваны растормаживанием.
3. В том случае, когда момент начала и продолжительность проявления какой-то деятельности регулируются другой деятельностью, можно говорить, что поведение организовано в режиме разделения времени.
4. Принятие оптимального решения животным реализуется в последовательности поведенческих актов, которая максимизирует некоторый показатель приспособленности организма при существующих условиях. Любое нарушение взаимного соответствия между животным и его средой обитания будет приводить к тому, что такая максимальная приспособленность будет редко достигаться. Однако животные могут использовать такие правила принятия решения, что их поведение будет близким к оптимальному.

Рекомендуемая литература

- McFarland D. J. (1977). Decision-making in animals, *Natura* (London), **269**, 15–21.
- Krebs J. R., McCreary R. H., 1984. Optimisation in behavioural ecology. In: Krebs J. R., Davies N. B. (eds), *Behavioural Ecology*, 2nd edn, Oxford, Blackwell Scientific Publications.

III.3.

Умственные способности ЖИВОТНЫХ

В этой последней части, состоящей из трех глав, мы рассмотрим весьма спорный вопрос о том, существует ли какое-либо сходство между психической деятельностью человека и животных. В гл. 26 рассматривается проблема языка и психических представлений, в том числе вопросы о том, способны ли обезьяны овладеть языком и могут ли животные иметь какие-либо намерения. Гл. 27 посвящена проблемам интеллекта животных, использования ими орудий (иногда рассматриваемого как признак интеллекта) и культурной эволюции. В гл. 28 мы обсудим вопросы, связанные с элементами самосознания и эмоциями у животных. Мы исследуем вопросы сознания и страдания животных с точки зрения их благосостояния. И наконец, мы обсудим проблему страдания животных с точки зрения эволюции.

Эдвард Толмен (1886–1959)



(С разрешения правления
Калифорнийского университета.)

Эдвард Толмен, американский психолог, был «колючкой в теле современного ему бихевиоризма». Во многих отношениях его мышление опережало время. Можно сказать, что он был отцом современного когнитивного подхода к пониманию поведения животных. В отличие от представлений других когнитивных теоретиков своего времени, таких, как Джордж Романес (Romanes) или Вольфганг Кёлер (Köhler), представления Толмена не были менталистическими. Он считал поведение целенаправленным, но система его представлений не была антропоморфичной. Он был убежден, что животные ведут себя целенаправленно, но он никогда не считал, что у них имеется психический образ цели. Толмен признавал себя бихевиористом, но разрабатывал идею молярного, а не молекулярного бихевиоризма. С точки зрения молярного бихевиоризма, поведенческий акт как таковой имеет свои, присущие только ему характерные особенности, которые можно описать независимо от конкретных физиологических процессов, обеспечивающих данное поведение. Что касается молекулярного бихевиоризма, то он

является редукционистским в том смысле, что стремится объяснить поведение через лежащие в его основе физиологические и физические явления. Основной работой Толмена была книга «Целенаправленное поведение животных и человека» (1932), однако позже он опубликовал много статей, в которых критиковал современные ему взгляды, опираясь на теоретические аргументы и экспериментальные данные, а также уточнял свои когнитивные представления.

Когнитивный подход Толмена (1932) к пониманию условного рефлекса Павлова имеет много общего с современным пониманием этого вопроса (Rescorla, 1978). Например, он считал, что животное научается, познавая подкрепляющий фактор, а не просто научается потому, что получает подкрепление. Он критиковал общепринятую теоретическую концепцию стимул-реакция и первым высказал мысль о том, что условный раздражитель – это сигнал, свидетельствующий о следовании за ним какого-то другого события. Толмен также был первым, кто выдвинул идею когнитивных карт. По его мнению, животное приобретает когниции, или знания обо всех деталях ситуации, которые организуются таким образом, чтобы их можно было использовать, когда они понадобятся. Полемизируя с господствовавшим в то время мнением о том, что животные «научаются посредством действий», Толмен показал в своих экспериментах, что животные могут получить информацию об общих характеристиках экспериментальной камеры или лабиринта, не осуществляя соответствующего поведения. Исследования Толмена привели к предположению, что во время научения животное приобретает когнитивную карту, указывающую, каким образом соответствующие причинные или пространственные характеристики внешнего мира связаны друг с другом.

Теоретические представления Толмена характеризовались трезвой логичностью и одновременно достаточной изощренностью. Они были подкреплены экспериментами, которые часто бросали вызов другим теориям и поэтому трудно с ними уживались. Критическим высказываниям о том, что теории Толмена «похоронят животное в размышлениях» (Guthrie, 1952), не дав ему возможности «предугадать» своего поведения, можно противопоставлять тезис о том, что, согласно молекулярному бихевиоризму, животное должно «погибнуть в деятельности».

Способны ли животные к психической деятельности, подобной психической деятельности человека, или они просто бессмысленные автоматы? На протяжении последних ста лет этот вопрос постоянно занимал умы психологов и этологов, и господствующее мнение «металось» от одной крайности к другой. Наши знания по физиологии и поведению животных неизмеримо выросли, но чем больше мы узнавали, тем более сложной представлялась нам эта проблема. В настоящей главе мы свели воедино некоторые системы аргументов, которые были выработаны в пределах различных зоопсихологических школ, и попытались сформировать такую позицию, с которой любой студент оказался бы в состоянии составить свое собственное мнение по поводу психической деятельности животного.

По-видимому, существует много аспектов в поведении человека, которые отличают его от животного. Ранее считали, что только человек способен создавать и использовать орудия, однако теперь мы знаем, что этой способностью обладают многие виды животных. Создается впечатление, что по мере того как увеличиваются наши знания о поведении животных, различия между человеком и животными начинают сокращаться. Вместе с тем некоторые способности, которыми обладают люди, обнаружить у животных очень трудно. Одна из таких способностей – язык.

Нам кажется, что наличие языка – это уникальное свойство человека. Возможно, что это и не единственная черта, выделяющая нас из мира животных. Так это или не так, но мы не должны позволять нашим антропоморфическим чувствам за-

туманивать наше представление о возможности существования языка у животных. К сожалению, в течение долгого времени существовала тенденция определять язык таким образом, что создавалась уверенность, будто это исключительная привилегия людей. Самые яркие сторонники этих представлений утверждали, что для языка необходимо сознание, которым обладает только человек, или что язык зависит от речи, к которой опять-таки способен только человек. С научной точки зрения такой подход недопустим, поскольку он вносит в исследование непреодолимые предубеждения.

К сожалению, определить понятие языка с объективной точки зрения очень нелегко, поскольку он характеризуется многими необходимыми признаками. Например, мы можем согласиться с тем, что язык – это средство коммуникации, но что не все средства коммуникации являются языком. Человеческий язык обычно существует в форме речи, но это не всегда так, например в случае с азбукой Морзе. Язык использует символы, но символичны и некоторые аспекты коммуникации у пчел. Язык осваивают в течение специфического чувствительного периода развития, но то же самое наблюдается у некоторых птиц, научающихся песне своего вида. С помощью языка можно передавать информацию не только о сиюминутных ситуациях, но и о таких, которые оказываются удаленными и во времени, и в пространстве. Но некоторые сигналы тревоги у животных обладают теми же свойствами. По-видимому, некоторые аспекты языка, например правила грамматики, выделяют его из других видов поведения животных, но даже и этот

езис достаточно спорный. Когда мы изучаем вопрос о существовании языка в царстве животных, мы должны продвигаться чень осторожно.

6.1. Невербальная коммуникация человека

Дарвин (1872) понимал, что между выражениями лица человека и мимическими реакциями животных, особенно приматов, ощущает много общего. В настоящее время ученые широко признают, что нарашивается прямое сравнение между невербальными аспектами человеческой коммуникации и демонстрациями у животных. Однако следует учитывать, что некоторые стороны невербальной коммуникации людей непосредственно связаны с языком. Очевидный пример – знаковый язык, которым пользуются глухонемые. Однако многие простые жесты вроде поднятого большого пальца руки – жеста-знака, вероятно, берут свое начало непосредственно в языке.

В гл. 22 мы уже видели, что многие демонстрации и мимические реакции животных представляют собой результат ритуализации. В процессе эволюции они, по-видимому, произошли от оборонительных реакций, движений намерения, смещенной активности животных и т. д. Имеются ли у человека какие-то эквивалентные стереотипные демонстрации?

Одна из проблем в исследовании человеческой коммуникации заключается в том, что она может иметь различные особенности, связанные с культурными традициями народа. Например, некоторые способы выражения согласия или отрицания его-либо содержат такие движения головы, как кивание или небольшие повороты головы из стороны в сторону. Однако мысль, который приписывается этим движениям, широко варьирует в зависимости от культурных традиций народа (Leach, 1972). Например, в Греции и некоторых других странах отрицание «нет» выражается сильным и резким движением головы назад. Тем не менее при кросс-культуральном обследовании было установлено, что некоторые выражения лица являются универсальными и, по-видимому, имеют одно

и то же значение у народов самых различных культур, например «взлет» бровей (рис. 26.1), когда обе брови мгновенно поднимаются вверх. Обычно этот сигнал подается как форма приветствия на расстоянии (Eibl-Eibesfeldt, 1972). У разных народов встречаются очень небольшие различия в использовании этого сигнала. В Европе его используют для приветствия хороших друзей и родных, в Новой Гвинее – для приветствия иностранцев, в Японии эта мимическая реакция подавлена и считается неприличной. В целом же взлет бровей используется как форма дружелюбного приветствия или одобрения, но у сдержанных и подозрительных лиц ее может и не быть (Eibl-Eibesfeldt, 1972).

Целый ряд основных мимических выражений, таких, как улыбка, смех и крик, универсален. Они встречаются не только у представителей различных культур, но и у людей, родившихся глухими и слепыми (Eibl-Eibesfeldt, 1970); особенно выражены они у маленьких детей (Blurton-Jones, 1972). Эти мимические реакции человека можно непосредственно сравнить с мимическими реакциями других приматов. При анализе различных типов выражения лица человека было обнаружено, что существует целый ряд условий, в которых проявляются достаточно стереотипные реакции (Hoof, 1972, 1976). К ним относится *настороженность*, которая выражается в относительно фиксированном пристальном взгляде и некотором напряжении лицевых мышц. Такое выражение лица очень напоминает соответствующую мимическую реакцию других приматов, за исключением того, что у некоторых и уши также могут быть направлены в сторону того, что привлекло их внимание. Чувство *удивления* внешне проявляется в том, что человек на какое-то время поднимает брови, открывает глаза, а зачастую и рот. Это выражение лица, по-видимому, не имеет никакого аналога среди обезьян. Проявления *страха* сходны у многих приматов: для них характерны широко раскрытые глаза и сжатые губы. При чувстве *отвращения* человек морщит нос и поднимает верхнюю губу, прищуривает глаза и отворачивает лицо. Все компоненты этого поведения – производные защитных реакций, направленных



Рис. 26.1. «Взлет бровей» — пример мимической реакции у человека.

на то, чтобы избежать вредных раздражителей. У человека внешнее выражение отвращения ритуализовано, но у других приматов это просто набор защитных реакций, которые в коммуникации не играют никакой особой роли. При *печали* брови изгибаются дугой, углы рта вытягиваются, опускаются вниз и в стороны, кривя губы. Если печаль велика, могут быть и слезы.

По-видимому, такое выражение печали у человека, а возможно, и у шимпанзе ритуализовано. Со стороны других членов группы оно вызывает реакции утешения. *Гнев* может проявляться по-разному, но обычно для него характерны прижатые к оскаленным зубам губы, пристальный взгляд и нахмуренное лицо. *Радость* выражается улыбкой и смехом (рис. 26.2), которые

часто ассоциируются с юмором и поэтому считаются исключительной принадлежностью человека. Однако некоторые этологи оспаривают эту точку зрения (например, Hoof, 1972; Eibl-Eibesfeldt, 1970).

У обезьян имеется демонстрация расслабления, при которой открывается рот; она связана с игривостью (рис. 26.3). Внешне эта мимическая реакция похожа на улыбку человека; однако между ними существует и ряд различий, особенно в характере сопровождающего их дыхания. И у обезьян, и у человека эта напоминающая улыбку демонстрация возникает в ответ на что-то неожиданное в окружающей обстановке. У шимпанзе и маленьких детей она имеет чисто физическую природу, тогда как у взрослых людей природа этой демонстрации может быть и физической, и чисто интеллектуальной. Однако в обоих случаях эта мимическая реакция характеризует, как правило, социальные взаимодействия. Улыбка человека — это не просто слабый смех (хотя эти две реакции часто взаимосвязаны); улыбка возникает также и в таких ситуациях, когда дело касается легкого страха или опасения, как, например, в случае социального приветствия и ободрения. У многих приматов беззвучное обнажение зубов — это типичное проявление мимики субординантного животного, означающее признание или подчинение доминантным членам группы. Однако у шимпанзе это ободряющее и дружелюбное выражение сродни человеческой улыбке.

Мимические реакции человека и других млекопитающих обычно рассматривают как выражения эмоции, или *аффекта* (Ekman, 1971). Однако многие другие типы невербальной коммуникации можно классифицировать и по-другому. Помимо аффективной мимики, можно выделить и другие классы невербального общения (Ekman, Friesen, 1969), в том числе *адапторы*, которые выполняют и коммуникативные, и некоммуникативные функции. Примерами могут служить присущие животным движения чистки тела и движения намерения. К классу *эмблем* относятся невербальные движения, у которых имеются свои вербальные аналоги. Они составляют знаковые языки, которыми пользуются глухонемые. Кроме того, к эмблемам относятся



Рис. 26.2. Маленький ребенок, которого щекочут, смеется с открытым ртом. Эта разновидность смеха — с открытым ртом, без оттягивания назад уголков рта у взрослых становится редкой. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)



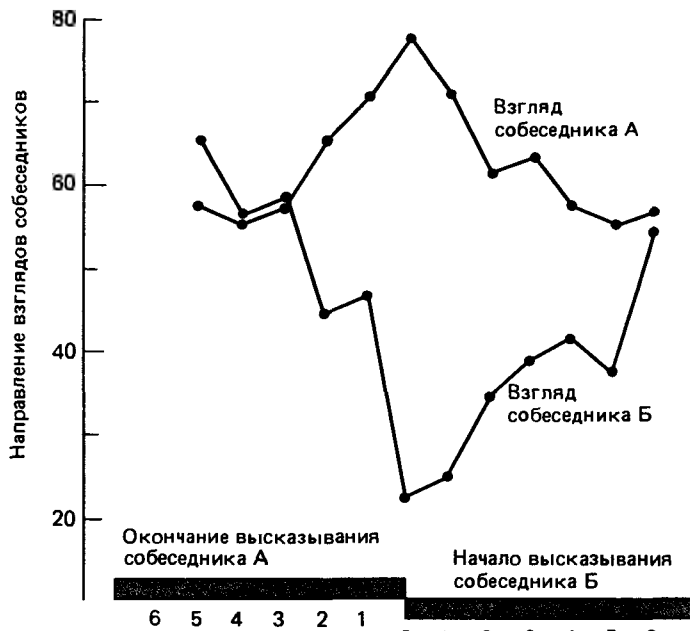
Рис. 26.3. Капуцин расслабленно раскрывает рот, когда человек его щекочет. (Из The Oxford Companion to Animal Behaviour, 1981.)

неприличные жесты и различные сигнальные движения, используемые на расстоянии, например подзывающие жесты. Класс *иллюстраторов* включает движения говорящего, которые иллюстрируют отдельные моменты его речи. К ним относятся жесты выразительные, указующие и пр. Класс *регуляторов* объединяет жесты, которые используются для регулирования речевого потока у двух разговаривающих друг с другом людей. Примерами могут служить кивание головой, движения, связанные с общением посредством глаз, а также различные изменения позы тела.

Эрджайл (Argyle, 1972) предложил что-то вроде упрощенной классификации средств невербального общения, основанной на результатах поведения. Он выделяет три основные категории:

1. *Управление ближайшей социальной обстановкой.* Сюда относятся жесты и

Рис. 26.4. Направление взгляда (ордината) в начале и конце длительного высказывания это важный аспект невербальной коммуникации между двумя беседующими людьми. Одинаковое направление взгляда свидетельствует о зрительном контакте (eye contact). Обратите внимание на то, что дальше всего собеседники отводят друг от друга взгляды в тот момент, когда речь одного из них сменяется речью другого. (По Kendon, 1967.)



позы, которые передают соответствующее отношение и эмоциональное состояние человека. Так, например, человек может показывать свое чувство превосходства, неприязни, полового влечения или чего-то подобного, не выражая этих чувств словами.

2. *Подкрепление речевой коммуникации.* Эта категория объединяет классы регуляторов и иллюстраторов, а также различные жесты, наличие или отсутствие которых может изменить смысл произносимых слов. Было показано, что в этом плане особую важность приобретает зрительный контакт (рис. 26.4).
3. *Замещение речевой коммуникации.* У представителей самых различных культур существуют знаковые языки; такие языки можно использовать, когда речевое общение затруднено или почему-либо невозможно. Общение между охотниками в тот момент, когда требуется тишина, по-видимому, представляет собой одну из первых ситуаций, в которой оказался полезным язык знаков. Современным эквивалентом этого можно считать систему сигналов, которой пользуются рабочие в обстановке сильного шума. Изощренная знаковая система, в основе которой лежит язык,

используется для коммуникации на расстоянии (например, семафор) и при общении глухонемых (например, американский язык знаков, или амеслан, — AMERICAN Sign LANGUAGE, or Ameslan). Письмо и азбуку Морзе, по-видимому, следует также отнести к этой категории.

Можно выделить два основных типа невербального общения. Прежде всего это такое невербальное общение, которое помогает использованию языка или является частью языка. Второй тип коммуникации не зависит от языка; он близок тому виду общения, которым пользуются животные подавляющего большинства видов.

26.2. Язык

В общении животных можно обнаружить ряд особенностей, характерных для языкового общения человека. Например, сигналы, используемые в языке человека, весьма произвольны, так как по своим физическим особенностям они не похожи на те характеристики окружающего мира, которые они обозначают. Это абстрактное качество обнаружено также и в коммуникативном поведении медоносных пчел (*Apis mellifera*), исследование которого

впервые предпринял Карл фон Фриш (см. гл. 23).

Танец медоносной пчелы во многих отношениях является символическим. Скорость виляющего танца указывает на расстояние источника пищи от улья, при этом точное соотношение между скоростью исполнения танца и расстоянием определяется местными «договоренностями». По-видимому, различные географические расы пчел используют различные «диалекты». Так, один и тот же элемент виляющего танца обозначает примерно 75 м у немецкой медоносной пчелы, около 25 м у итальянской пчелы и всего лишь 5 м у пчелы из Египта. Если все пчелы в колонии придерживаются данной договоренности, то не имеет никакого значения, какому именно расстоянию соответствует элемент их танца. Некоторые исследователи (например, Hinde, 1974) считают, что, поскольку используемые пчелами символы (направление и скорость танца) физически связаны с направлением на источник пищи, они не могут считаться произвольными. Однако в любой системе символов, которая представляет какой-то диапазон величин, соответствие между областью символов и областью соответствующей реальности является ограниченным.

Другие этологи (например, Gould, Gould, 1982) рассматривают танец медоносной пчелы как пример произвольного «соглашения», доказывая, в частности, что вместо солнца в качестве точки отсчета пчелы могут использовать направление на север. Танец медоносной пчелы несет информацию о ситуациях, которые имеют место вдали от общающихся животных, — эту особенность многие считают важным свойством, присущим языку человека. Танец сообщает не только об источниках пищи, удаленных в пространстве (иногда до 10 км), но и о тех, которые пчелы посетили несколько часов назад. В течение всего этого времени пчела-сборщица сохраняет психический образ траектории движения солнца и в соответствии с этим корректирует свой танец.

Другая особенность языка человека состоит в том, что он представляет собой открытую систему, в которую могут включаться новые сообщения. Пчелиный танец

может сообщить о новых источниках пищи, но, по-видимому, это пример достаточно ограниченной «открытости». Однако пчелы используют танец также и для того, чтобы направить соплеменницу к воде, *прополису* (особым древесным выделением, используемым для замазывания отверстий в улье), а возможно (в период роения), и к новым местам, где можно будет обосновать гнездо (Gould, 1981).

Конечно, некоторые особенности языка человека, например его акустические свойства, отсутствуют в языке пчелы. Но некоторые из этих особенностей можно увидеть в проявлениях коммуникации у других животных, например в песне птиц. Несомненно, что язык человека более сложен и изощрен, чем язык животных. Но означает ли это, что между общением людей и общением животных существует качественная разница, или здесь все дело в степени? На этот вопрос еще нет однозначного ответа.

Если животные способны пользоваться языком, тогда можно ожидать, что ближе всего к людям в этом отношении будут высшие обезьяны. У этих животных голосовые реакции и мимические движения отличаются утонченностью и сложностью. Поэтому можно предположить, что они разговаривают между собой на языке, нам пока непонятном. Были предприняты различные попытки установить, способны ли высшие обезьяны пользоваться языком, которым пользуемся мы. Прежде всего попытались научить шимпанзе копировать человеческую речь. Орангутан после нескольких лет обучения оказался способным произносить только два слова: «папа» и «сир» (чашка). Потратив еще больше времени на тренировку, шимпанзе Вики справилась со словами «папа», «мама», «сир» и «ур» (вверх) (Hayes, Nissen, 1971). В обоих случаях обезьяны произносили слова очень нечетко, и стало очевидным, что у этих животных просто нет голосового аппарата, с помощью которого можно было бы воспроизводить звуки человеческой речи. У шимпанзе и плода человека гортань расположена в верхней части голосового пути, тогда как у взрослых людей — в нижней его части (рис. 26.5). Такое расположение гортани и дает возможность человеку

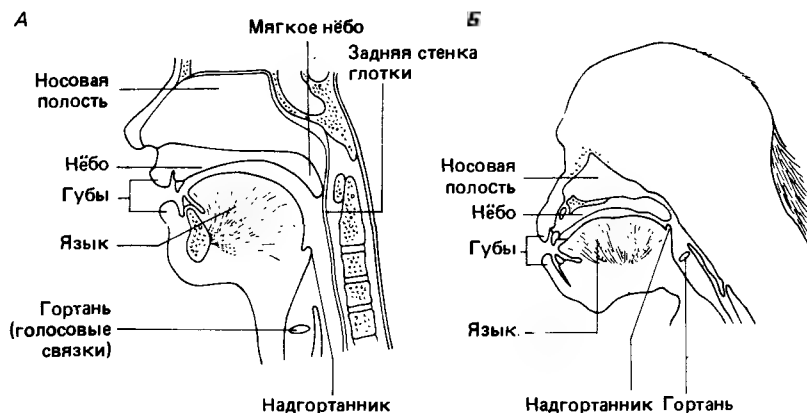


Рис. 26.5. Схематическое изображение (сагитальное сечение) головы и шеи взрослого человека (А) и взрослого шимпанзе (Б). (Lieberman, 1975.)

изменять с помощью языка конфигурацию полости глотки и таким образом производить широкий спектр модулированных звуков. Шимпанзе и другие человекообразные обезьяны просто не способны производить эти звуки (Jordan, 1971; Lieberman, 1975).

И хотя ясно, что человекообразные обезьяны не могут говорить, все равно в отношении их коммуникации остается много невыясненных вопросов. Есть ли у них для общения что-то вроде языка? Способны ли они понимать звуки человеческой речи? Можно ли их научить пользоваться языком человека с применением каких-то других средств вместо речи?

Звуковой репертуар шимпанзе насчитывает около 13 звуков, но они могут издавать и звуки с какими-то промежуточными характеристиками. Обезьяны используют эти звуки как для дистанционного общения, так и при близком взаимодействии. Они различают голоса знакомых особей и постоянно используют звуки для поддержания контакта друг с другом, когда находятся в густом подлеске, или при наличии каких-то других препятствий, мешающих видеть своих соплеменников. На основе движений намерения, мимических реакций, запахов и звуков, которые производит какая-то обезьяна, другие животные группы могут ее опознать, определить, где она находится, каково ее мотивационное состояние и, вполне вероятно, чем она занимается. Однако здесь нет никаких признаков истинного языка, и поэтому нам

нужно поискать данные о том, что животные могут с помощью символов обмениваться информацией о внешнем мире.

Было обнаружено, что некоторые виды животных издают сигналы тревоги, которые различаются в соответствии с видом опасности. Взрослые зеленые мартышки (*Cercopithecus aethiops*) производят различные тревожные звуки, когда увидят питона, леопарда или африканского воинственного орла. Другие обезьяны, услышав эти звуки, предпринимают действия, соответствующие характеру обнаруженной опасности. Если это змея, то они начинают смотреть вниз, а если орел, то, напротив, — вверх. Если они слышат сигнал, предупреждающий о близости леопарда, они спасаются бегством в ветвях деревьев (Seyfarth, Cheyney, Marler, 1980). Эти наблюдения свидетельствуют о том, что обезьяны способны обмениваться информацией о внешних стимулах, но мы не можем быть уверены в том, что они не сообщают друг другу всего лишь о различных эмоциональных состояниях, вызванных этими стимулами.

Мензел (Menzel, 1974; 1979) провел с обезьянами шимпанзе эксперименты, в которых выяснил, могут ли эти животные передавать друг другу информацию о местоположении пищи. На шести шимпанзе, содержащихся на определенном участке поля, он провел серию тестов. В сопровождении одной из подопытных обезьян он прятал пищу в поле, а затем выпускал всех шестерых животных, предоставляя им

возможность разыскать эту пищу. Как правило, вся группа с восторгом направлялась бегом прямо к пище и очень быстро находила ее. Однако обезьяна, которая была свидетелем прятания пищи, отнюдь не всегда возглавляла эту группу. Когда Мензел вместо пищи спрятал змею, шимпанзе приближались к ней очень осторожно, с явными признаками страха. В одном из экспериментов Мензел показывал два разных тайника с пищей двум обезьянам. Когда всех обезьян выпускали, то они обычно выбирали из этих двух тайников наиболее привлекательный. Предпочтение отдавалось либо большему количеству пищи в этом тайнике по сравнению с другим, либо фруктам по сравнению с менее любимыми овощами.

По-видимому, шимпанзе на основе поведения своих компаньонов могут делать заключения об особенностях окружающего их мира. Обезьяна, которой стало известно, где находится пища, своими действиями и эмоциями показывает другим животным степень желаемости цели и направление к ней. Прямых указаний о местонахождении пищи нет, однако другие шимпанзе оказываются достаточно рассудительными, чтобы сделать свое собственное умозаключение об этом (Menzel, Johnson, 1976). Некоторые данные свидетельствуют о том, что в лабораторных условиях эти обезьяны могут научиться указывать на определенные объекты (Teggase, 1979; Woodruff, Premack, 1979) и использовать указующие жесты экспериментаторов как ключ для определения местонахождения пищи (Menzel, 1979). Однако при общении между собой они, по-видимому, не используют указательных жестов или каких-либо других знаков направления.

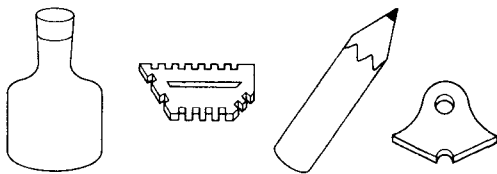
26.3. Обучение высших обезьян «разговаривать»

Хотя и кажется очевидным, что шимпанзе обычно не сообщают друг другу об объектах, которые удалены от них во времени и в пространстве, но вполне может быть, что их можно научить этому. Если бы мы знали о том, до какой степени человекообразные обезьяны способны использовать различные особенности языка,

мы, вероятно, смогли бы кое-что узнать и о наших собственных способностях.

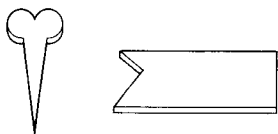
В семье Келлогов (Kellog, Kellog, 1933) дома жила шимпанзе по имени Гуа. Они утверждали, что она научилась понимать 95 слов и фраз, когда ей было 8 мес, т.е. примерно столько же, сколько их сын Доналд, который был на три месяца старше. Для проверки способностей Гуа ей давали карточку, на которой были изображены 4 картинки. Другая шимпанзе по имени Элли жила в доме с людьми и научилась немного понимать речь. Ее научили некоторым жестам, которые соответствовали определенным словам в языке амеслан. Она была способна, услышав произнесенное слово, делать правильный знак (Fouts et al., 1976). На основе других экспериментов, которые проводились на горилле (Patterson, 1978) и собаке (Warden, Warner, 1928), было высказано предположение, что эти животные способны сформировать связь между звуками и зрительными сигналами.

Некоторые ученые попытались изучить, до какой степени приматы могут произвольно управлять звуками, которые они издают. В одном из опытов макак-резус должен был на включение зеленого света «лаять», а на включение красного — «ворковать». Обезьяны научились правильно производить эти звуки, чтобы получать пищевое подкрепление (Sutton, 1979). Орангутан научился издавать три различных звука, чтобы получать пищу, питье или возможность контактировать с хозяином (Laidler, 1978), а шимпанзе научилась лаять, чтобы побудить человека поиграть с ней (Randolph, Brooks, 1967). В качестве контроля шимпанзе научили начинать игру с женщиной-экспериментатором двумя различными способами: прикасаясь к ней, когда она оказывалась лицом к обезьяне, и издавая воркующие звуки, когда женщина стояла к обезьяне спиной. На основе этих экспериментов пришли к заключению, что обезьяны в определенных пределах способны осуществлять произвольное управление над издаваемыми ими звуками. Если с ними не проводить специальной тренировки, то они, скорее всего, не будут подражать звукам, которые слышат, даже в том случае, когда живут вместе с людьми,



Вопрос:

"А (бутылка) — это то же самое, что Б (карандаш)?"



Варианты ответов:

"Да" или "нет"

Рис. 26.6. Пример вопроса, который задавали шимпанзе Саре посредством пластмассовых жетонов. Сара могла отвечать, выбирая один из изображенных внизу вариантов ответа. (По Premack, 1976.)

в семейной обстановке (Kellog, 1968). Однако тот факт, что они с готовностью подражают действиям человека, наводит на мысль, что звуки — это не то средство, которое готовы были бы освоить человекообразные обезьяны, чтобы использовать его для общения, выходящего за пределы их обычного ограниченного репертуара (Passingham, 1982).

Как только стало ясно, что речь не является необходимой составляющей языка и что способность издавать звуки или отвечать на них не обязательно связана с ответом на вопрос: «Способно ли животное овладеть языком?» — сразу открылся путь для исследования языка с помощью манипулирования зрительными символами (Gardner, Gardner, 1969; Premack, 1970). Гарднеры начали работать с одной обезьяной шимпанзе по имени Уошо; они обучили ее языку амеслану, в котором слова представлены в виде жестов пальцев и руки. Уошо обучалась с 11 мес до 5 лет и за это время освоила 132 знака (Gardner, Gardner, 1975). Уошо самостоятельно научилась комбинировать эти знаки в цепочки из 2–5 слов. Первыми такими комбинациями были «открой» и «дай сладкого» (Gardner, Gardner, 1971). После этого у Гарднеров были еще две обезьяны шим-

панзе. Они обучались с самого рождения и делали это гораздо быстрее, чем Уошо. Фаутс (Fouts, 1975) также обучал шимпанзе. А Паттерсон (Patterson, 1978) научил одну гориллу использовать знаки, производимые кистью руки, и отвечать на голосовые команды, которые подавались на английском языке. Террейс (Теггесе, 1979) со своими сотрудниками научил шимпанзе по имени Ним Чимпски пользоваться языком амеслан; в течение всего эксперимента они тщательно расшифровывали каждый знак, который делал Ним, и каждую комбинацию знаков.

Примак (Premack, 1976, 1978) научил шимпанзе по имени Сара читать и писать. Для этого он использовал цветные пластмассовые жетоны различной формы, которые символизировали слова. По своей конфигурации эти жетоны никак не напоминали те вещи, которые они символизировали (рис. 26.6). Они располагались на вертикальной магнитной доске, и Сара могла отвечать на вопросы, помещая на эту доску соответствующие фигуры. Сара освоила 120 пластмассовых символов, хотя ее никто не заставлял осваивать столь обширный словарь (Premack, 1976). Она могла выполнять команды и отвечать на вопросы, используя комбинации из нескольких символов. По этой методике Примак и его коллеги обучали и других шимпанзе.

Дьюэйн Румбо (Duane Rumbaugh, 1977) применяла другой метод обучения. Она использовала искусственную грамматику, названную «йеркиш» (Jerkish) (Glaserfeld, 1977). Шимпанзе по имени Лана научилась оперировать клавиатурой компьютера, с помощью которой на экран выводились символы слов. Компьютер был запрограммирован таким образом, чтобы распознавать, соответствует ли правилам грамматики использование этих символов или они употребляются неправильно; в соответствии с этим Лана получала подкрепление. Преимущество этого подхода к обучению заключалось в том, что Лана имела возможность общаться с компьютером в любое время дня, а не ожидать установленных часов эксперимента. И другие шимпанзе также научались общаться друг с другом с помощью метода, осно-

ванного на использовании компьютера (Savage-Rumbaugh et al., 1978; 1980).

Оценивая результаты этих экспериментов, необходимо иметь в виду и тот факт, что шимпанзе могут обманывать. Они способны использовать произвольные намеки, которые могут допускать экспериментаторы, или могут просто научиться последовательности трюков подобно тому, как это делают животные в цирке.

В 1978 г. Гарднеры проводили эксперименты с Уошо в таких условиях, когда сами экспериментаторы не знали ответа на вопрос, предлагаемый обезьяне. Уошо должна была назвать объект, показываемый на слайде, делая соответствующий знак находящемуся рядом человеку, который не мог видеть этого слайда. Второй экспериментатор мог видеть жесты Уошо, тогда как сама Уошо его не видела; при этом экспериментатор не видел слайдов. Уошо должна была назвать 32 предмета, каждый из которых ей показывали четыре раза. Она дала правильные ответы на 92 из 128 вопросов. Подобные тесты проводились и на некоторых других шимпанзе, которые были объектами этих исследований (Rumbaugh, 1977; Premack, 1976; Patterson, 1979).

Вполне возможно, что шимпанзе научаются тому, что они должны делать при получении определенных сигналов, точно так же, как цирковые животные обучаются тому, что им следует делать в ответ на соответствующие сигналы дрессировщика. Чтобы определить, понимают ли шимпанзе смысл знаков и символов, которыми они манипулируют, необходимо провести такой эксперимент, где обезьяне пришлось бы называть предметы в ситуации, отличающейся от той, где происходило научение. В этом плане было проведено множество различных опытов (например, Gardner, Gardner, 1978; Savage-Rumbaugh et al., 1980), результаты которых показали, что шимпанзе на самом деле способны называть предъявляемые предметы. Более того, иногда обезьяны делали это спонтанно. Так, например, Ним делал знак собаки, когда видел живую собаку или ее изображение или когда слышал собачий лай (Terrace, 1979).

Существуют определенные доказатель-

ства того, что шимпанзе могут постигать смысл слов, т.е. что они на самом деле способны употреблять названия различных объектов. Однако их способности не столь очевидны, когда дело касается многих других аспектов языка человека, которые представляют интерес прежде всего при оценке когнитивных способностей шимпанзе. Особый интерес представляет вопрос о том, способны ли шимпанзе вводить в свой репертуар новые (не выученные ранее) «сообщения». Этот вопрос представляется важным и для оценки танца пчел (см. гл. 23).

По-видимому, иногда шимпанзе создают новые фразы. Сообщалось, в частности, о том, что Уошо выдумала слово "sandy drink" («сладкое питье») для обозначения арбуза, а лебедя назвала "water bird", т.е. водяной птицей. Однако такие случаи трудно интерпретировать, поскольку существует возможность, что кажущееся новым использование слова является лишь результатом простой генерализации. Например, Уошо научили знаку цветка, когда показывали ей настоящий цветок. Она освоила этот знак, но пользовалась им не только в отношении цветка, но и в отношении аромата табака и запахов кухни. Возможно, что Уошо связала этот знак с запахом цветка и генерализовала его на другие запахи (Gardner, Gardner, 1969).

Другая проблема состоит в том, что шимпанзе иногда создают новые комбинации слов, которые выглядят как не имеющие никакого смысла. Любимой пищей Нима были бананы, и он часто комбинирует это слово с другими словами, такими, как питье, щекотание и зубная щетка. Хотя и можно предположить, что "banana toothbrush" («банан» — «зубная щетка») — это требование банана и зубной щетки, чтобы почистить зубы после съедания банана, но это предположение кажется маловероятным, поскольку банан и зубная щетка никогда не оказывались в поле зрения обезьяны в одно и то же время и Ним никогда не просил тех предметов, которых он не мог видеть раньше (Ristau, Robbins, 1982). По-видимому, такие причудливые комбинации слов представляют собой пример игры словами, которая напоминает подобную игру у детей. Экспериментато-

ры заметили, что Уошо делала знаки и сама себе, когда играла одна, почти так же, как дети разговаривают сами с собой.

Таким образом, мы можем сказать, что попытки научить шимпанзе и других человекообразных обезьян различным типам человеческого языка имели ограниченный успех. Вероятно, человекообразные обезьяны способны достичь в этом лишь уровня маленького ребенка. Вполне возможно, что различие между человекообразными обезьянами и человеком – это всего лишь различие в интеллекте. Однако вполне вероятной представляется и гипотеза о том, что люди обладают каким-то врожденным аппаратом для освоения языка. Эту мысль первым высказал Хомски (Chomsky, 1972). Во всяком случае, описанные здесь эксперименты с человекообразными обезьянами определенно открыли нам такие их способности, о которых мы раньше и не подозревали, и существенно приблизили нас к пониманию когнитивных возможностей этих животных.

26.4. Истоки человеческого языка

Скорее всего, истоки человеческого языка навсегда останутся для нас загадкой. Брешь, разделяющая лингвистические возможности человека и животных, настолько велика, что мы можем узнать лишь крупную, когда проводим сравнительные исследования с различными живущими ныне видами животных. Изучение ископаемых остатков дает нам какую-то путеводную нить, но эти данные очень трудно интерпретировать. Проблема заключается в том, что нам не ясно, что именно считать доказательством языковой способности (Passingham, 1982). Если считать, что речь была необходимым предшественником языка, то следует пользоваться данными, относящимися к эволюции голосового аппарата. Реконструкции, основанные на характеристиках костей черепа и нижней челюсти, дают основание предположить, что голосовые аппараты неандертальца, австралопитеков и шимпанзе очень схожи (Lieberman, 1975). Даже если мы не примем в расчет сомнения в надежности таких данных, мы не сможем сделать вывод, что неандерталец не был способен к языку.

Вполне возможно, что эволюция языка началась с какого-то изощренного использования жестов, а речь возникла уже позже (Passingham, 1982).

Слепки мозга ископаемых гоминид дают нам информацию о размерах и форме мозга, которые можно сравнить с соответствующими характеристиками мозга современного человека. Можно предположить, что крупный мозг, вероятнее всего, ассоциируется с языковыми способностями у приматов, однако неизвестно, насколько большим для этого должен быть мозг. Мозг неандертальца слегка превышает по размеру средний мозг человека, но означает ли это, что язык был характерной чертой, присущей жизни неандертальца? Большой мозг может быть признаком интеллекта, однако может оказаться, что «обладание человеческим языком связано с особым типом психической организации, а не просто с большей степенью интеллекта» (Chomsky, 1972). Однако при анализе конфигурации мозга можно получить дополнительные ключи к пониманию этой проблемы. У некоторых гоминид наблюдается асимметрия полушарий – особенность, сходная с особенностью мозга современного человека (LeMay, 1976). У *Homo sapiens* прослеживается определенная связь между асимметрией мозга и существованием языка, и вполне возможно, что нечто подобное имело место у некоторых ранних гоминид (Passingham, 1982). Были также предприняты попытки идентифицировать в слепах мозга ископаемых некоторые структуры, относительно которых известно, что у современного человека они имеют отношение к языку (Holloway, 1976). Быть может, с помощью более совершенных методик (например, Holloway, 1981) можно было бы более глубоко провести такого рода анализ, однако те данные, которыми мы располагаем в настоящее время, подтверждают только самые осторожные предположения.

Различные предметы, изготовленные древним человеком, которые обнаружены на местах его стоянок, свидетельствуют об использовании им символических изображений. Каменные орудия и другие инструменты уходят в глубь веков на 2,5 млн. лет (Lewin, 1981), но они еще не являются

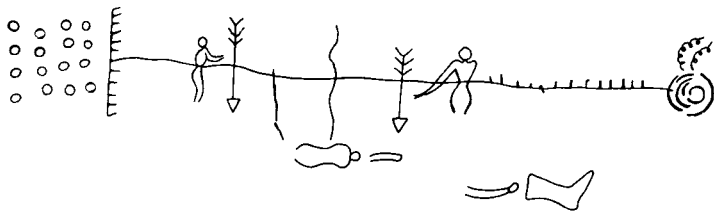


Рис. 26.7. Изображение вражды племени, сделанное индейцами племени Сью. (По Klix, 1982.)

необходимыми свидетелями существования языка (Passingham, 1982). Украшения, обнаруживаемые на ископаемых изделиях, заставляют предположить, что их изготовитель владел символическим языком (Marshack, 1976), и такие украшенные изделия отстоят от нас примерно на 300 000 лет. Однако рисунки-изображения, по-видимому, появились только у *Homo sapiens* около 30 000 лет назад. Письменный язык, скорее всего, развивался от изобразительных символов с эмоциональным и мистическим значением к более информативному изображению каких-то конкретных ситуаций (рис. 26.7). Однако мы можем идентифицировать свойства истинного языка только тогда, когда обнаружим символы для звуков речи, а не для понятий (Klix, 1982).

26.5. Язык и познание

Как мы уже видели, шимпанзе и других человекообразных обезьян можно научить разговаривать с человеком, используя язык знаков, или посредством чтения и письма с помощью пластиковых жетонов, или с помощью символов, которые обеспечивает компьютер. Эти данные заставляют предположить, что шимпанзе можно научить значению слов в том смысле, что эти обезьяны смогут использовать названия предметов. Они в состоянии создать словарь более чем на сто слов и, по-видимому, способны иногда составлять новые фразы.

Чрезвычайно интересен вопрос, имеющий множество различных аспектов и заключающийся в следующем: обнаруживаются ли в экспериментах с различными вариантами языка обезьян какие-либо когнитивные способности этих животных. Один из аспектов этого вопроса - различие между знанием «как» и знанием «что». Обезьяна может знать, как выпросить под-

крепление в том смысле, что она может научиться делать соответствующий жест. Однако это умение нельзя приравнять к знанию того, что, произведя какой-то определенный жест, можно получить за него награду. «Знать что» (“know that”) подразумевает понимание взаимоотношений между явлениями, выходящими за рамки простой связи стимула и ответа. Человеческое «знание как» (“knowing how”) распространяется на очень многие примеры сложного мастерства, такие, как быстрое печатание на машинке или игра в гольф, где исполнитель может добиваться хорошего результата, не понимая или будучи не в состоянии описать связь между целью поведения и выполняемыми действиями. В других случаях, напротив, люди отчетливо понимают весь процесс, который приводит их к определенной цели, и могут его описать. В своих обзорах Ристау и Роббинс (Ristau, Robbins, 1981; 1982) обсуждают вопрос о том, можем ли мы на основе экспериментов с языком понять, каким путем из этих двух действуют человекообразные обезьяны.

Здесь уместно рассказать о результатах некоторых экспериментов, проведенных с Ланой (Rumbaugh, Gill, 1977). Лана научилась пользоваться фразами, составленными из пластмассовых символов, чтобы запрашивать определенные виды подкрепления. Она могла написать: «Пожалуйста машина дайте банан» (“Please machine give banana”), что легко можно интерпретировать как знание того, каким путем можно получить банан. Однако Лану попытались также научить называть два предмета: банан и конфеты фирмы «М и М» (M&M candy). Ей по очереди показывали банан и конфету «М и М» и спрашивали (с помощью компьютерной клавиатуры экспериментатора): «Это называться как?» Правильный ответ (с помощью клавиатуры) был бы: «Это назы-

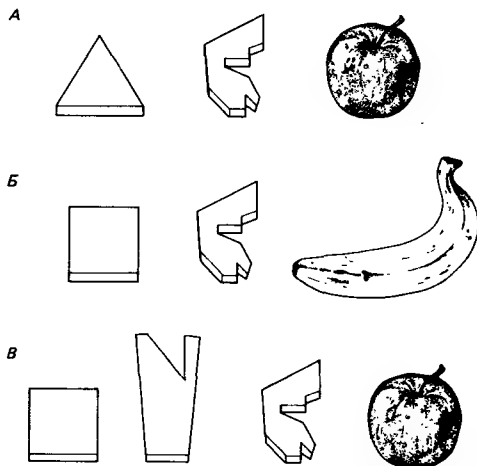


Рис. 26.8. Методика обучения Сары понятию «называется». *А.* Символ «называется» помещают между символом яблока и настоящим яблоком. *Б.* Символ «называется» помещают между символом банана и настоящим бананом. *В.* Между символом банана и яблоком помещают символ «называется», а перед ним символ «нет». (По Premack, Premack, 1972.)

ваться банан». Правильные ответы подкреплялись. Лане потребовалось 1600 тестов (сочетаний), чтобы научиться решать эту задачу, несмотря на то что раньше она сотни раз выпрашивала эти лакомства, применяя стандартную фразу: «Пожалуйста машина дать банан». На основе этого возникает предположение, что Лана не знала значения символов, с которыми она раньше манипулировала, выпрашивая конфеты или банан. Однако стоит отметить, что от Ланы первоначально и не требовалось знать значения символов и что стандартное выпрашивание указанных лакомств на основе «знания как» сделалось привычкой, которую трудно изменить. Такую интерпретацию подтверждают данные о том, что при последующей тренировке Ланы, нацеленной на обучение ее называть другие предметы, успеха добились гораздо быстрее. Вполне возможно, что начальные трудности в приобретении Ланой умения называть предметы возникли потому, что она не смогла отличить требования новой ситуации от тех, где символы банана и конфет «М и М» использовались первоначально.

В экспериментах с Сарой Примак (Pre-

mack, 1976) следующим образом обучал ее понятию «называется». Перед настоящим яблоком на некотором расстоянии клали его пластмассовый символ. От Сары требовалось, чтобы она заполнила промежуток между ними еще одним пластмассовым жетоном, который должен был обозначать «называется». Таким образом, она явно создавала предложение: «Яблоко (объект) называется яблоком». Понятие «не называется» формировалось за счет присоединения обычного символа отрицания к пластмассовому символу «называется». Когда символ яблока клали на некотором расстоянии перед бананом, от Сары требовалось, чтобы она выбрала правильный символ и заполнила им промежуток между предметами (рис. 26.8). В этом случае Сара получала награду, если выбирала символ «не называется». Она оказалась способной правильно использовать эти символы и в тестах с названиями реальных предметов, и в последовательностях с другими пластмассовыми символами.

Способность научиться тому, что абстрактные фигуры являются символами объектов реального мира, предполагает, что у шимпанзе есть какое-то понятие типа «знания что», подобное декларативной репрезентации (declarative representation). Однако трудно придумать какое-то доказательство этого, которое никак нельзя было бы связать с особенностями применяемой методики. Ведь вполне может быть, что Сара обучилась просто тому, что жетоны «называется» и «не называется» означают ответные действия, которые нужно выполнить в тех случаях, когда две вещи (например, яблоко и символизирующий его жетон) будут эквивалентны или неэквивалентны. А это разновидность «методики соответствия» (см. гл. 27.1).

26.6. Психические образы

Вопрос о психическом представлении — это вопрос, который вот уже более десяти лет занимает важное место в когнитивной психологии человека. Методика, которая обычно используется для получения объективной меры такого непостижимого явления, как психические представления, — это *психическая хронометрия*. Она учиты-

вает время, необходимое для решения какой-то пространственной задачи, как показатель активности соответствующих психических процессов (Posner, 1978). Например, в одном из классических исследований (Shepard, Metzler, 1971) испытуемые должны были рассматривать пары изображений трехмерных объектов. В каждой пробе от испытуемого требовалось указать, одинаковы ли два объекта по форме или один является зеркальным отображением другого. Два объекта могли различаться также и по своей ориентации (рис. 26.9). Было показано, что время, необходимое для того, чтобы определить, одинаковы ли объекты по форме, закономерно возрастало при увеличении угловых различий между парами рисунков, предъявляемых испытуемому (рис. 26.10). Из этих наблюдений обычно делают вывод, что, прежде чем сравнивать по форме оба изображения, испытуемые поворачивают «в уме» мысленный образ одного объекта, чтобы поставить его в одинаковое положение с другим. Хотя истинная природа образа, используемого в этом эксперименте, еще остается спорной (Kosslyn, 1981; Cooper, 1982), наиболее распространенная прямолинейная интерпретация этих данных состоит в том, что здесь имеет место какая-то разновидность психического образа и что процессы вращения и сравнения выполняются один за другим. Тот факт, что время реакции является функцией от углового смещения предъявляемых изображений, служит основанием для заключения о том, что мысленное вращение объекта занимает определенное время (около 30 мс на каждые 20 градусов) (Cooper, Shepard, 1973).

Проверка способности к зрительному распознаванию объектов независимо от их относительной пространственной ориентации используется в нескольких тестах для оценки интеллекта и способностей личности (Petrusic et al., 1978); было бы интересно сравнить на этой основе представителей разных видов животных (см. разд. 27.1). Однако до сих пор систематические исследования проведены на животных только одного вида, и результаты представляются достаточно удивительными.

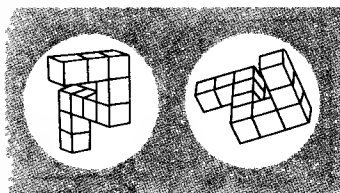


Рис. 26.9. Пример пары фигур, которые используются для «психологической хронометрии». Это идентичные фигуры, но как бы повернутые на 80 одна относительно другой. (Shepard, Metzler, 1971.)

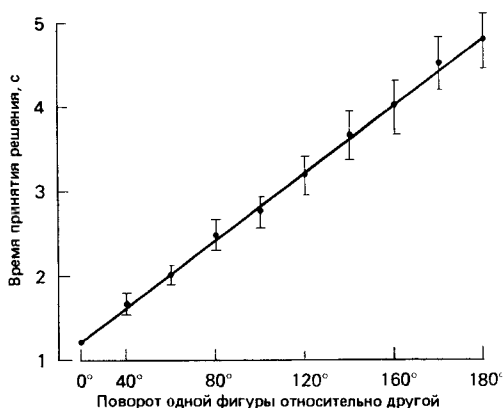


Рис. 26.10. Время, которое требуется для установления идентичности двух схожих фигур, как функция ориентации этих фигур по отношению друг к другу. (Shepard, Metzler, 1971.)

Валери Холлард и Джуан Делиус (Valerie Hollard, Juan Delius, 1983) обучали голубей в камере Скиннера различать прямое и зеркальное изображения фигур, которые предъявлялись птицам ориентированными различным образом (см. рис. 26.11). Затем они измеряли время реакции голубя в тестах на инвариантность по отношению к повороту. Когда эта часть исследований была завершена, камеру размонтировали и тестовую панель, на которой находились зрительные сигналы и клавиши, использовали в аналогичных экспериментах на людях. Таким образом, на основе одних и тех же конфигураций стимулов можно было непосредственно сравнить, как справляются с этой задачей голубь и человек.

Результаты показали, что если судить по сделанным ошибкам, то люди и голуби способны решать эти задачи пример-

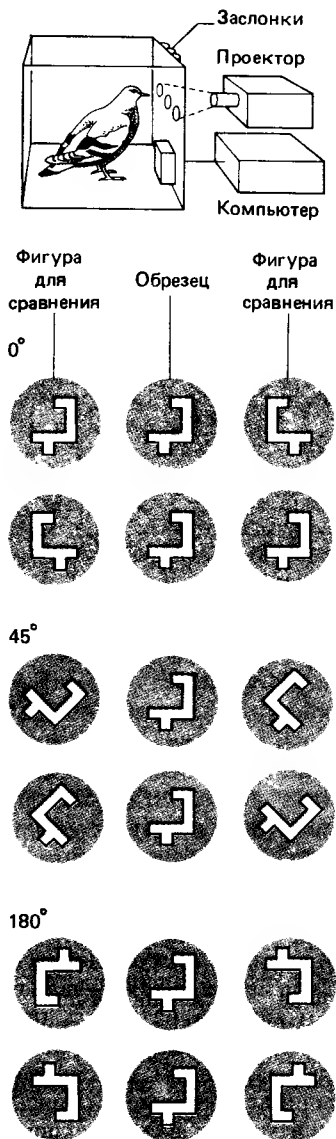


Рис. 26.11. Экспериментальная установка (вверху), с помощью которой голубям демонстрировали различные символические изображения (внизу). Птицы были обучены указывать, какая из двух предъявляемых для сравнения фигур больше всего похожа на образец. Предъявляемые для сравнения фигуры были повернуты соответственно на 0, 45 и 180°. (Holland, Delius, 1983.)

но одинаково хорошо. В то же время были выявлены и определенные различия. У человека время реакции возрастает по мере роста углового несоответствия между

сравниваемыми фигурами, как это уже было показано в исследованиях Купера и Шепарда. А у голубей время реакции оказалось независимым от угла поворота фигур, как это видно на рис. 26.12. По-видимому, голуби способны решать такого типа задачу более эффективно, чем люди, осуществляя, вероятно, какую-то форму параллельной обработки информации. Эти результаты не только приложимы к оценке интеллектуальных способностей животных, они также поднимают вопрос об обоснованности исследований психических репрезентаций. Дают ли опыты с голубями основание для предположения о том, что психические образы (представления) обязательно используются при решении такого рода задачи? Если голуби могут решать такие задачи без использования психических образов, можно ли быть уверенными, что психические образы действительно используются людьми? Или же мы просто считаем, что эти результаты легче объяснить с точки зрения психического представления (см. также Dennett, 1978)?

26.7. Намеренность поведения

О поведении человека можно сказать, что оно *намеренное* в том случае, когда оно связано с каким-то представлением о цели, которая направляет поведение. Так, если у меня есть психическое представление о желаемом расположении книг на полке и если это психическое представление направляет мое поведение при расстановке книг, то можно сказать, что я ставлю их намеренно. Если же, однако, я ставлю книги на полку в случайном порядке или просто руководствуясь привычкой, то в этом случае процесс расстановки книг не может быть намеренным. Для того чтобы мое поведение было намеренным, совсем не обязательно, чтобы психическое представление о расположении книг было мною осознано. Хотя категории сознания и намеренности иногда бывают связанными, лучше разбирать их отдельно (Dennett, 1978).

Этологи уже давно выделяют у животных движения намерения (см. разд. 22.1) как показатели того, что именно животное собирается делать. И человек-наблюда-

тель, и другие особи данного вида могут предугадать будущее поведение животного по его движениям намерения, и, вероятно, неумно полагать, что животные не в состоянии прогнозировать ближайшие шаги в своем собственном поведении (Griffin, 1976). Однако более вероятно, что движения намерения — это просто начальные стадии комплексов поведения, которые остаются незавершенными либо потому, что животное находится в состоянии мотивационного конфликта, либо потому, что его внимание переключается на другие возможные виды поведения. Действительно, трудно представить себе, каким образом животное, обладающее сложным репертуаром активностей, могло бы избежать проявлений таких начальных фрагментов поведения. Хотя некоторые так называемые движения намерения и могли стать ритуализованными в процессе эволюции, это отнюдь не означает, что они являются намеренными в обычном смысле этого слова.

Другая форма поведения животных, которая производит впечатление намеренности, — это наблюдаемая у некоторых птиц отвлекающая демонстрация, демонстрация ложного повреждения организма. Если сидящую на яйцах птицу, например песочника (*Ereunetes mauri*), потревожит какой-либо наземный хищник, то она может покинуть гнездо и вести себя таким образом, будто она ранена, т. е. волочить якобы сломанное крыло, заманивая подальше от гнезда. Когда птица отведет хищника на безопасное расстояние от гнезда, она внезапно вновь возвращается к своему нормальному поведению и улетает прочь (Brown, 1963; Skutch, 1976). Большинство этологов склонны объяснить этот тип поведения в понятиях ритуализованной демонстрации, однако некоторые исследователи (например, Griffin, 1981) не исключают возможности того, что птицы намеренно ведут себя таким образом. Как отмечает Гриффин, наличие у животных психических состояний или намеренного поведения часто особенно рьяно отрицают в тех случаях, где имеется меньше всего доказательных данных. Трудность заключается в том, какие именно данные считать доказательными. С точки зрения Гриффи-

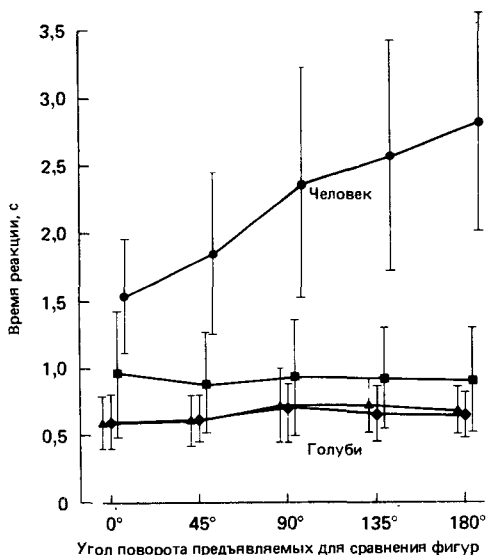


Рис. 26.12. Среднее время реакции испытуемого как функция угла поворота предъявляемых для сравнения фигур (по результатам исследования 9 голубей и 22 человек). Обратите внимание на то, что у человека время реакции возрастает при увеличении угла поворота предъявляемых фигур, а у голубей нет. (Hollard, Delius, 1983.)

на, такие данные, вероятнее всего, должны быть получены при исследовании коммуникации у животных, в частности у приматов.

Проясняют ли этот вопрос различные исследования коммуникации у шимпанзе? Вудраф и Примаке (Woodruff, Premack, 1979) изучали способность шимпанзе к намеренной коммуникации, создавая ситуации, в которых человек и шимпанзе могли кооперироваться или конкурировать при добывании пищи. Они сообщали друг другу посредством невербальных сигналов о том, где находится спрятанная пища. Когда человек помогал шимпанзе, отдавая ей всю найденную пищу, обезьяна успешно посылала и получала поведенческие сигналы о местонахождении пищи. Когда же человек и обезьяна конкурировали друг с другом и человек забирал себе найденную пищу, шимпанзе научилась вводить в заблуждение своего конкурента, не подавая ему нужных сигналов и не принимая в расчет подаваемые человеком поведенческие знаки, которыми он пытался сбить ее с

толку. Такое поведение шимпанзе заставляет предположить, что они способны разгадать цели или намерения человека по его поведению и что у них есть определенные знания о том, как человек воспринимает их собственное поведение.

Каммер (Kummer, 1982) приводит обзор подобного рода очевидных способностей, проявляющихся у свободно живущих приматов, а Гриффин (Griffin, 1981) комментирует случаи (Ruppell, 1969) конкуренции за пищу между матерью и несколькими ее почти взрослыми детьми в семье песца. Так, чтобы первому получить пищу, молодой песец может помочиться прямо на морду своей матери. Испытав несколько таких проделок, мать издает сигнал ложной тревоги и, когда молодняк разбегается, хватается за пищу. Гриффин отмечает, что трудно интерпретировать такое поведение, если не допустить существования как у матери, так и у молодняка кратковременных намерений и планов. Однако мы должны задать себе вопрос, действительно ли эти животные принимают в расчет мотивы других особей или они просто обучаются эффективным средствам получения пищи в различных ситуациях.

В случае шимпанзе некоторые данные заставляют предположить, что эти обезьяны действительно способны обманывать. Одним из примеров могут служить наблюдения за развитием жеста указывания – нового поведения, которое обезьяны успешно используют, для того чтобы указать на контейнер с пищей или, обманывая экспериментатора, на пустой контейнер. В лабораторных или полевых условиях шимпанзе редко указывают на что-либо, хотя они прекрасно понимают указующие жесты человека. Второе наблюдение касается шимпанзе Сэди, которая указывала на пустой контейнер, когда у нее спрашивали, где находится пища. Когда человек поднимал контейнер и не обнаруживал там пищи, голова Сэди мгновенно направлялась в сторону другого контейнера, в котором, как она знала, находится пища (Premack, Woodruff, 1978).

Временами создается впечатление, что полемика между бихевиористами и исследователями поведения с точки зрения когнитивной психологии никогда не кончится

(см., например, отклики на статью Примака и Вудрафа в журн. «Brain and behavioral sciences», 1978). Похоже на то, что по поводу любой совокупности данных по исследованию поведения каждая сторона выдвигает альтернативные объяснения. Однако Деннетт (Dennett, 1978) отмечает, что поведение сложной системы мы можем рассматривать с нескольких точек зрения, которые не обязательно должны быть противоречивыми. Один из возможных подходов – рассмотрение системы с точки зрения ее «задуманного конструирования» (design stance). Если точно известно, каким образом сконструирована данная система, то можно предугадать, каков будет ее запрограммированный ответ на любую конкретную ситуацию. Говоря обычным языком, мы используем этот подход, когда прогнозируем результат наших манипуляций каким-то объектом с известной функцией, к примеру: «Зажги спичку и будет свет». В биологии такой подход с точки зрения «предназначения» мы используем при прогнозировании, основанном на теории естественного отбора. Фактически в нашем распоряжении есть два подхода: с позиций *максимизации совокупной приспособленности* и с точки зрения *эгоистичного гена*, предложенной Доукинсом (Dawkins, 1976; 1982) (см. гл. 6). Существует еще *физический подход*, при котором прогнозирование происходит на основе оценки физического состояния системы. В науках о поведении обычно используются два альтернативных подхода: *физиологический* и с позиций *теории систем управления*. У каждого из них есть свои преимущества и недостатки, и они скорее дополняют друг друга, чем противоречат один другому (McFarland, 1971).

Деннетт (Dennett, 1978) также предложил подходить к рассмотрению поведения сложной системы с точки зрения его намеренности. Согласно этому подходу, считается, что исследуемая система обладает намерениями и определенной информацией, и ее направляют определенные цели. Предлагая этот подход, Деннетт не пытается отбросить поведенческие или физиологические объяснения, а предлагает более сложный высокий уровень объяснения для поведения систем столь сложных,

что другие подходы оказываются непригодными:

«Намеренная система это такая система, поведение которой можно (по крайней мере иногда) объяснить и предсказать, полагаясь на приписываемые ей предположения и желания (и другие черты, имеющие оттенок намерения), т. е. на то, что я буду здесь называть намерениями, включая сюда надежду, страх, собственно намерение, восприятие, ожидание и т. д. По-видимому, в каждом отдельном случае возможны другие пути для предсказания и объяснения поведения намеренной системы, например механической или физической, но подход с точки зрения намерений может быть самым удобным или самым эффективным или, во всяком случае, успешным подходом, который применим к объекту, являющемуся намеренной системой» (Dennett, 1979).

Деннетт (Dennett, 1983) утверждает, что этологи и другие исследователи, изучающие поведение животных с когнитивных позиций, нуждаются в описательном языке и в таком методе, который допускал бы разные трактовки и поддавался бы эмпирической проверке. Он полагал, что теория «систем с намерениями» может выполнить эту роль. Деннетт приводит следующие примеры из работы Сейфарта и его коллег (Seyfarth et al., 1980):

«Зеленые мартышки при обнаружении различных хищников издают различные сигналы тревоги. Если эти крики, записанные на магнитную ленту, проиграть в отсутствие хищников, обезьяны будут вести себя в соответствии с этими сигналами. На сигнал о леопарде они будут прятаться на деревьях, на сигнал о змее смотреть вниз. Взрослые обезьяны издают тревожные сигналы в основном при обнаружении леопарда, африканского воинственного орла и питона, а детеныши сигнализируют криком о «леопарде», заметив любое млекопитающее, об «орле» — при виде многих птиц, а о «змее», сталкиваясь с различными объектами, напоминающими змей. С возрастом и опытом обезьяны начинают лучше классифицировать хищников».

Приняв в качестве исходной позиции представление о наличии намерений у зеленых мартышек, мы рассматриваем животное как «систему с намерениями» и считаем, что у него имеются и предположения, и желания, и разумность качества, которые присущи системам соответствующего типа или порядка. Рассматривая поведение обезьяны по кличке Том, которая в присутствии другой обезьяны издает тревожный крик, характерный для обнаружения лео-

парда, мы можем следующим образом описать его как поведение системы нулевого порядка (т. е. не имеющей намерений). Том склонен к трем типам тревоги: боязни леопарда, орла и змеи, каждая из которых вызывает характерные звуковые реакции, которые издаются животным автоматически, без учета их влияния на других обезьян.

При описании намерений первого порядка можно предположить, что Том хочет заставить другую обезьяну, Сэма, залезть на дерево. Том использует особый голосовой сигнал, чтобы вызвать эту реакцию у Сэма. При описании намерений второго порядка мы делаем следующий шаг и утверждаем, что Том хочет, чтобы Сэм поверил, что поблизости находится леопард и поэтому он должен залезть на дерево. При описании намерений третьего порядка можно утверждать, что Том хочет, чтобы Сэм поверил в то, что Том хочет, чтобы Сэм залез на дерево.

Деннетт утверждает, что вопрос о том, какой порядок намерения считать подходящим, — вопрос эмпирический. Например, представим себе, что одинокий самец зеленой мартышки бродит между группами этих животных и, не слыша других обезьян, молча прячется на деревьях, когда видит леопарда. В этой ситуации мы будем вынуждены отвергнуть описание поведения обезьяны как системы с нулевым уровнем намерений. Зеленые мартышки могут распознавать голоса каждого из членов своей группы, поэтому если через громкоговоритель воспроизвести записанный на магнитофоне тревожный крик Тома о близости леопарда в такой ситуации, когда Сэм может видеть Тома, тогда у нас могли бы появиться основания отказать от объяснения поведения с точки зрения намерения третьего порядка. Если бы мы увидели, что Сэм в этих обстоятельствах действительно влез на дерево, то такое поведение было бы нерациональным, а рациональность — это, как мы предполагаем, свойство «систем с намерением» (Dennett, 1983).

Предположение, что такие системы рациональны, дает нам возможность разработать исследовательский прием, который Деннетт (Dennett, 1983) называет «методом Шерлока Холмса».

В рассказе «Скандал в Богемии» противник Шерлока Холмса спрятал очень важную фотографию в комнате, и Холмс пытался узнать, где она находится. Холмс попросил Уотсона бросить в комнату дымовую шашку и громко крикнуть: «Пожар!» Противник Холмса в это время находился в комнате по соседству с той, где Холмс вел наблюдения. Как и следовало ожидать, на этот крик противник бросился в комнату и вытащил фотографию из того места, где она была спрятана. Не каждый мог бы разработать столь остроумный план, позволяющий управлять поведением своего противника, но когда вся эта ситуация уже описана, то кажется очень легким предугадать действия этого противника (Cherniak, 1981).

Однако, как будет видно из следующего рассказа, метод Шерлока Холмса тоже не гарантирует от ошибок. Будучи аспирантом, я проводил опыты на голубях, вызывая у них фрустрацию либо тем, что давал им пищу нерегулярно (иногда давал, иногда нет), либо тем, что показывал им пищу, которую они не могли достать. Один из этих голубей обычно вел себя по отношению ко мне довольно агрессивно, и у меня сложилось впечатление, что ему не нравится, как я с ним обращаюсь. Однажды я невольно провел на нем эксперимент Шерлока Холмса: я позволил этому голубю вылететь из клетки. Он мгновенно подлетел к сплетению электрических проводов, обеспечивающих работу аппаратуры, и начал выдергивать их клювом. Почувствовав легкое потрясение и чувство вины, я вышел из комнаты, чтобы выпить кофе. Вернувшись обратно, я понял по поведению голубя, что он воспринял провода как гнездовой материал и что его агрессивное отношение ко мне было связано с ранними стадиями полового поведения.

Тем не менее такой подход в некоторых обстоятельствах может оказаться полезным. Например, в опытах Примака и Вудрафа (Premack, Woodruff, 1978) Сэди указывала на ящик с пищей, когда в комнату входил человек, помогающий ей получать пищу, и указывала на пустой ящик, когда входил человек, который не делился с ней пищей. Каким образом мы смогли бы

проверить положение о том, что Сэди намеревалась обмануть человека, который не делился с ней пищей? Деннетт (Dennett, 1983) предлагает следующее.

Мы создаем для всех шимпанзе совершенно иную ситуацию: они имеют дело с прозрачными пластмассовыми ящиками. Обезьяны должны были понять, что поскольку они – и любой другой – могут видеть через стенки ящика, то и кто-нибудь другой тоже может видеть и, следовательно, узнать, что именно находится внутри ящика. Затем мы можем провести одноразовый эксперимент на новое поведение, в котором будем использовать прозрачный пластмассовый ящик и непрозрачный ящик, а пищу положим в первый из них. Затем входит экспериментатор-конкурент и дает возможность Сэди увидеть, что он смотрит в правильном направлении – на пластмассовый ящик. Если Сэди и в этой ситуации показывает на непрозрачный ящик, то, к сожалению, она действительно не улавливает изощренной идеи обмана. Конечно, и этот эксперимент задуман еще недостаточно совершенно. Прежде всего Сэди могла указать на непрозрачный ящик от отчаяния, не видя лучшего выхода. Чтобы усовершенствовать этот эксперимент, нужно было предоставить обезьяне возможность выбрать еще какой-то вариант поведения, который казался бы ей более подходящим только в том случае, если бы первый вариант поведения она считала безнадежным, как в описанном выше случае. Кроме того, не могла ли Сэди прийти в замешательство от странного поведения экспериментатора-конкурента? А не удивляло ли ее то обстоятельство, что конкурент, не обнаружив пищи там, куда она указала, сразу сел в углу комнаты и начал «дуться», вместо того, чтобы проверить другой ящик? И не должна ли была она удивиться, обнаружив, что ее трюк «сработал»? Ее должно было заинтересовать: неужели ее конкурент-экспериментатор такой бестолковый? Итак, необходимы дальнейшие, гораздо лучше продуманные эксперименты с Сэди и другими существами.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Невербальная коммуникация наблюдается у человека как часть его повседневного поведения и имеет много общего с коммуникацией животных.
2. Язык нельзя определить как нечто присущее только человеку, поскольку коммуникация животных характеризуется многими чертами, напоминающими язык.
3. Человекообразные обезьяны не могут научиться говорить, но они способны научиться общению с человеком при помощи знаков, символизирующих слова.
4. Согласно представлениям Хомски (Chomsky, 1972), способность человека к языку связана со специфическим типом психической организации, а не просто с более высокой степенью интеллекта.
5. Вопрос о том, является ли когнитивность неотъемлемой частью языка высших обезьян, зависит от того, различают ли они такие категории, как «знание как» и «знание что».
6. Хотя и считается, что в поведении человека важную роль играют психические образы, они, по-видимому, не обязательно необходимы для управления сходными формами поведения у животных.

Рекомендуемая литература

- Gardner B. T., Gardner R. A.* (1969). "Teaching sign language to a chimpanzee", *Science*, **165**, 664–672.
- Griffin D. R.*, 1982. *Animal Mind – Human Mind*, Berlin, Springer – Verlag.
- Passingham R. E.*, 1982. *The Human Primate*, New York, Freeman.
- Rumbaugh D. M.*, 1977. *Language Learning by a Chimpanzee*, New York, Academic Press.
- Terrace H. S.*, 1979. *Nim*, London, Eyre Methuen.

Дарвин считал, что в развитии психических способностей животных существует эволюционная непрерывность; он выступал против широко распространенного мнения о том, что животные представляют собой просто автоматы и по сравнению с человеком находятся на гораздо более низком уровне психического развития. В своей работе «Происхождение человека» (1871) Дарвин утверждал, что «животные обладают определенной способностью к рассудочной деятельности» и что «разница между психикой человека и психикой высших животных, как бы ни была она велика, — это, конечно, разница в степени, а не в качестве». В публикациях ученика Дарвина Джорджа Романеса (Romanes) интеллект животных был даже преувеличен; его книга «Ум животных» (1882) была первой попыткой научного анализа интеллектуальной деятельности животного. Многие доводы Романеса имели анекдотический характер, и его книга была полна историй, рассказанных уважаемыми членами Викторианского общества.

Романес определял интеллект как способность «подгонять» свое поведение к изменяющимся условиям жизни. Его некритическая оценка способностей животных вызвала протест со стороны Моргана (Morgan, 1894) и последующих бихевиористов, которые пытались свести интеллект животных только к специфическим способностям. Они критиковали «анекдотический» подход к этой проблеме и разработали строгие критерии, на основе которых можно было говорить о психических способностях животных. Ллойд Морган вдохновил Эдварда Торндайка (Thorndike) на исследование процесса нау-

чения методом проб и ошибок (см. гл. 7), и, таким образом, он невольно оказался основателем бихевиористского направления в психологии животных. В своей книге «Введение в сравнительную психологию» (1894) Морган высказал предположение о том, что способности более высокого порядка развиваются на основе более примитивных; он предложил психологическую шкалу психических способностей.

Хотя эта идея об эволюционной шкале способностей в виде некой лестницы и оказала заметное влияние на развитие психологии животных, однако в настоящее время эта точка зрения уже неприемлема. При изучении строения мозга (например, Hodos, 1982) и способностей животных различных видов (например, Macphail, 1982) стало совершенно очевидным, что животные различных видов в различных экологических условиях проявляют огромное разнообразие типов интеллектуальной деятельности. Это очень затрудняет определение понятия интеллект, но подчеркивает важность его исследования у животных с функциональной точки зрения, так же как и изучения обеспечивающих его механизмов.

В этой главе мы рассмотрим некоторые подходы, с помощью которых психологи пытались решить проблему оценки интеллектуальной деятельности животных. Мы достаточно подробно разберем использование орудий как пример поведения, которое большинство людей считает показателем наличия интеллекта; и наконец, мы обсудим проблему передачи культурных традиций как средство, которое дает возможность животным приобретать новые формы поведения.

27.1. Интеллектуальная деятельность животных в сравнительном аспекте

Существуют два основных пути оценки интеллекта животных. Один из них состоит в том, чтобы оценивать поведение, а другой – в том, чтобы изучать мозг. В прошлом оба этих подхода основывались на том, что существует линейная последовательность в развитии от низших, неинтеллектуальных животных, отличающихся сравнительно простым мозгом, к высшим, интеллектуальным животным, мозг которых имеет сложное строение. Обозревая все животное царство в целом, мы, казалось бы, находим подтверждение такого впечатления (см. гл. 11), но когда мы ближе знакомимся с теми или иными особыми случаями, то обнаруживаем здесь много явных отклонений. И это не исключения из общего правила, а следствие того факта, что эволюция шла не линейно, а давала множество разветвлений, на каждом из которых происходит адаптация к своему комплексу внешних условий. Таким образом, животные могут быть весьма сложными в каких-то одних отношениях и достаточно простыми – в других. Вместе с тем животные различных видов могут достигать одинаковой степени сложности, находясь на различных ветвях эволюционного древа.

При сравнении мозга животных различных видов можно ожидать, что между относительным размером какой-то отдельной структуры и степенью сложности поведения, которое регулируется этой структурой, существует определенная связь. Чем больше какое-то животное использует определенную особенность своего поведения в процессе адаптации к окружающей среде, тем больше будет число нейронов и их взаимосвязей в соответствующих областях мозга. Это легко видеть при сравнении специализированных структур мозга, например структур, связанных с различными сенсорными процессами. Гораздо труднее разобраться в том случае, когда приходится рассматривать области мозга более общего функционального назначения, поскольку они могут быть увеличены за счет того, что разные виды животных подвергались раз-

личным давлениям отбора (Jerison, 1973).

Многие традиционные идеи в отношении эволюции мозга позвоночных были подвергнуты сомнению. Так, например, вопреки популярным представлениям выяснилось, что в эволюционном ряду рыбы–пресмыкающиеся–птицы–млекопитающие не наблюдается прогрессивного увеличения относительных размеров мозга, а в последовательности миноги–акулы–костистые рыбы–земноводные–пресмыкающиеся–птицы–млекопитающие не наблюдается увеличения относительных размеров переднего мозга (Jerison, 1973). Действительно, относительные размеры переднего мозга у некоторых акул и млекопитающих практически одинаковы (Northcutt, 1981). В течение долгого времени полагали, что конечный мозг акул и костистых рыб прежде всего связан с чувством обоняния, однако теперь считают, что обонятельное представительство в этой области мозга у немлекопитающих животных не больше, чем у млекопитающих (Hodos, 1982). Мысль о том, что низшие позвоночные обладают недифференцированным передним мозгом, также была подвергнута сомнению (Hodos, 1982).

Пытаясь осмыслить наше представление об интеллекте животных в свете современных данных нейроанатомии, Ходос (Hodos, 1982) приходит к следующему заключению:

«Если мы сталкиваемся с признаками интеллекта у представителей животного мира и соотносим их со степенью развития нервных структур, мы должны отказаться от линейных, иерархически организованных, моделей, которые преобладают в обоих типах исследования. Нам следует принять более общее определение интеллекта, чем то, которое «привязано» к нуждам и оценкам человека. Мы должны признать тот факт, что история эволюции характеризуется дивергенцией и нелинейностью, и мы не можем ожидать плавных переходов от одного большого таксона к другому. Наконец, мы не можем себе позволить, чтобы наши знания о центральной нервной системе млекопитающих создавали у нас какие-либо предубеждения при поиске нервных коррелятов интеллекта у других классов позвоночных. Если мы не изменим таким образом наше мышление, у нас, по-видимому, останется мало надежды продвинуться хоть немного дальше в

наших попытках понять взаимосвязи между психикой человека и психикой животного и соответствующими им нервными субстратами».

Теперь вернемся к вопросу о том, каким образом можно оценить интеллект животного по его поведению. С тех пор как Бине (Binet) в 1905 г. разработал тесты для определения интеллектуального уровня человека, был сделан значительный прогресс в их улучшении и усовершенствовании. Этот прогресс был обусловлен прежде всего тем, что стало возможным дать оценку различным тестам, сопоставляя результаты этих тестов с последующими успехами испытуемых в процессе учебы. Современные тесты по определению коэффициента умственного развития (intelligence quotient - IQ) значительно точнее способны предсказать, насколько далеко продвинется данный человек в области интеллектуальных достижений. Однако остается много трудностей, особенно при попытке сравнивать общий интеллект людей, имеющих различные уровни культуры. Оценивать интеллект животных оказывается гораздо сложнее, поскольку не существует никакого способа проверить обоснованность того или иного теста и поскольку животные различных видов сильно различаются по своим возможностям с точки зрения выполнения той или иной деятельности.

До недавнего времени оценка интеллекта животных в основном базировалась на изучении тех способностей, которые обычно считаются показателем интеллекта у человека. Современный тест для определения IQ включает в себя различные разделы, предназначенные для оценки памяти человека, его арифметических и логических возможностей, способностей к языку и формированию понятий. Как мы уже видели, голуби, по-видимому, обладают удивительной способностью к формированию таких понятий, как вода, дерево и человек. Должны ли мы считать это признаком большого интеллекта? Обсуждая языковые способности животных, мы пришли к заключению, что способности человека в этом отношении намного превосходят аналогичные способности любого животного, даже хорошо обученного.

Но что это означает? Значительное превосходство человеческого интеллекта или его высокую специализированность в плане использования языка?

Для сравнения интеллектуальных способностей животных, относящихся к различным видам, трудно придумать тест, который не был бы предвзятым в том или ином смысле. Многие из прежних тестов для определения способности животного решать какие-то проблемы были ненадежными (Warren, 1973). Порой один и тот же тест, проведенный на животных одного и того же вида, в зависимости от типа используемой аппаратуры давал совершенно различные результаты.

Предпринималось много попыток выяснить, могут ли животные справиться с задачами, которые требуют научения какому-то общему правилу принятия решения. Животных можно научить выбирать из группы предлагаемых предметов такой, который соответствует образцу. Приматы быстро учатся решать такого рода задачу, а голубям для этого требуется гораздо больше попыток. Гарри Харлоу (Harlow, 1949) разработал тест для измерения способности животного следовать каким-либо правилам и делать правильные выводы. Вместо того чтобы проверить обезьян на способность решать какую-то одну задачу простой зрительной дискриминации (рис. 27.1,А), Харлоу предлагал им последовательно ряд тестов, в которых для решения задачи нужно было следовать одному и тому же правилу. Например, животному можно предложить ряд задач на различение такого типа, как показано на рис. 27.1,Б. Хотя в каждой задаче использовались другие предметы, правило решения было одинаковым: пищевое вознаграждение в каждом случае (в пределах данной задачи) находится всегда под одним и тем же предметом независимо от того, какое положение он занимает. Если по мере предъявления последовательности таких однотипных задач животное решает их все лучше, то в таком случае говорят, что у него сформировалась *установка научения* (learning set).

Как видно из рис. 27.1, при исследовании способности животных научиться

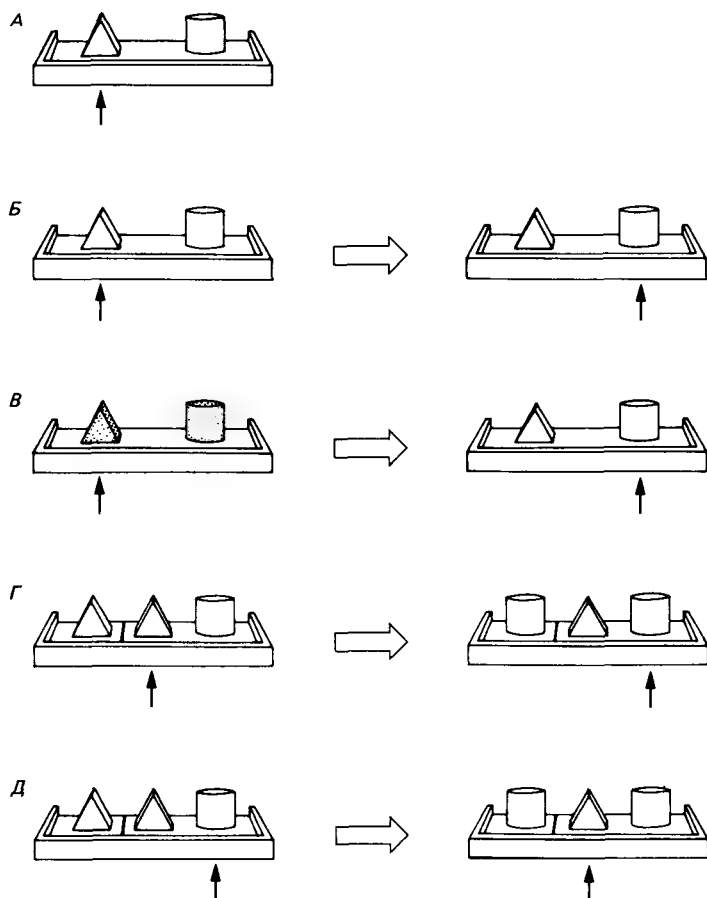


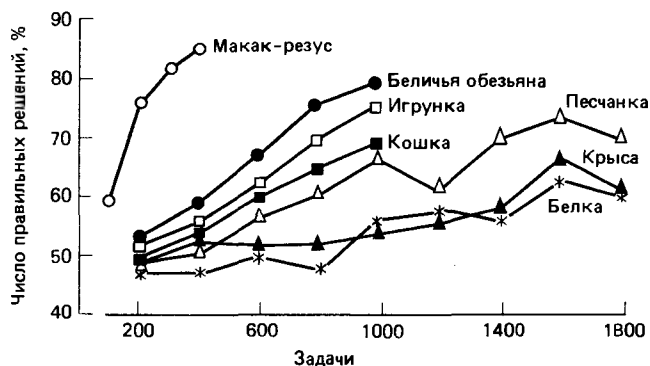
Рис. 27.1. Серии задач на различение, которые были использованы для исследования установки на учения. А. Простая дискриминация (стрелкой показан правильный выбор: предмет, под которым находится пища). Б. Обратная задача (решение животного должно быть противоположным тому, которое было правильным в предыдущей задаче). В. Условная задача (нужно выбрать один предмет, если оба предмета серые, и другой, если оба белые). Г. Задача на соответствие (животное должно выбрать предмет, который соответствует образцу, располагающемуся в левой части подноса). Д. Задача на несходство (нужно выбрать тот предмет, который отличается от двух других). (По Passingham, 1981.)

тому, что общее правило решения является одним и тем же для целого набора задач и что для получения правильного решения нужно руководствоваться одним-единственным принципом, можно использовать различные типы задач. Критики этой методики замечали, что способность животных различных видов формировать установку на учения сильно зависит от того, каким образом проводятся тесты (Nodos, 1970). Однако даже с учетом мнения этих критиков следует, по-видимому, признать, что животные различных видов действительно отличаются по своей способности формировать установку на учения (Passingham, 1981). Когда разные виды животных ранжировали в соответствии со скоростью улучшения их ответов при последовательном предъявлении однотипных задач, то их ранг можно было угадать на основе индекса развития мозга

(Ridell, 1979; Passingham, 1982). С помощью этого индекса оценивается число нервных клеток мозга, избыточных по отношению к тем, которые необходимы для регуляции соматических функций (Jerison, 1973). Итак, создается впечатление, что для оценки интеллекта животных можно разработать тесты, подобные тестам для определения интеллекта человека, и эти тесты позволяют различать психические способности животных различных видов.

Мнение, что такие тесты представляют собой истинную меру интеллекта, подкрепляется данными о том, что качество выполнения этих тестов коррелирует с показателем размеров мозга. Сходные результаты были получены и при использовании тестов другого типа, представленных на рис. 27.1. Так, например, было показано, что макаки-резусы и шимпанзе

Рис. 27.2. Формирование установки научения зрительной дискриминации у млекопитающих. Процент правильных ответов во второй пробе при решении каждой задачи как функция числа предложенных задач. (По Pas-singham, 1981.)



в отличие от кошек гораздо быстрее улучшают свои показатели при решении серии задач по различению объектов, если у них был предварительный опыт по решению *реверсивных* задач, т.е. задач, в которых периодически производилась смена подкрепляемого выбора предмета (Warren, 1974). Эти два типа задач решаются на основе общих принципов, которые способны использовать макаки и шимпанзе, тогда как кошки лишены такой способности. Аналогичные различия между кошками и обезьянами можно отметить и в случае экспериментов с решением задач на *несходство*, в которых животное должно из группы предметов выбрать непарный (Warren, 1965). Критики этих экспериментов утверждают, что они с неизбежностью проводятся таким образом, что животным одного вида их выполнять легко, а животным другого вида — трудно (Macphail, 1982). Но даже если описанные различия принимать всерьез, они отражают только один аспект интеллектуальной деятельности, и неудивительно, что макаки и высшие обезьяны хорошо выполняют тесты, предназначенные для определения IQ человека, поскольку все они относятся к приматам.

27.2. Использование животными орудий

В течение долгого времени способность использовать орудия рассматривали как одно из проявлений интеллекта, а способность изготавливать орудия считали признаком, который отличает человека от всех других животных. Теперь, когда об использовании животными орудий мы

знаем гораздо больше, этот вопрос не представляется нам столь ясным, хотя производство орудий по-прежнему рассматривается в основном как важный фактор, который оказал большое влияние на эволюцию человека.

Использование орудий можно определить как использование тех или иных предметов внешнего мира в качестве функционального продолжения какой-либо части тела для достижения ближайшей цели (Lawick-Goodall, 1970). Не все случаи манипуляции животных с различными предметами отвечают этому определению. Например, мы уже знаем, что вороны поднимают в воздух моллюсков и бросают их вниз на камни, чтобы разбить у них раковину. Подобное поведение наблюдается и у других птиц. Так, например, певчий дрозд (*Turdus philomelos*) берет в клюв улитку и начинает колотить ею по камню, как по наковальне, а вороны (*Corvus corax*) и некоторые грифы-бородачи (*Gypaetus barbatus*) сбрасывают вниз кости, чтобы расколоть их и съесть костный мозг. Однако в данном случае камень, используемый животным в качестве наковальни, не считается орудием, поскольку наковальня не является продолжением тела животного.

Известно, что один из грифов, стервятник обыкновенный (*Neophron percnopterus*), раскалывает яйца африканского страуса, бросая их на камни. Это нельзя считать использованием орудий. Но грифы могут также поднимать камень в воздух и бросать его на гнездо страуса или брать камень в клюв и бросать его на яйцо (рис. 27.3). Такое использование камня уже считается применением орудия, по-

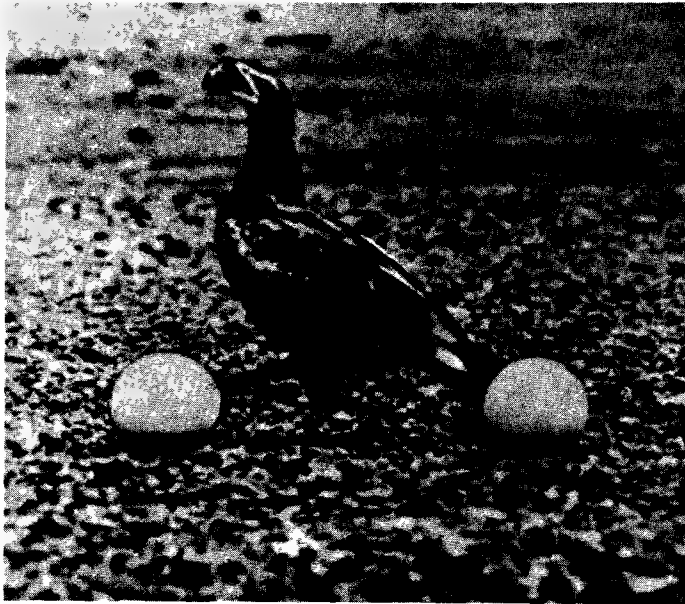


Рис. 27.3. Гриф готовится бросить камень, чтобы разбить яйцо страуса. [Фотография J. M. Pearson (Biofotos).]

сколько камень можно рассматривать как продолжение тела грифа.

Если животное чешется или трется о дерево, то нельзя считать, что оно использует его в качестве орудия, но если слон или лошадь подберут палку, чтобы почесаться с ее помощью, то будет считаться, что они используют палку как продолжение своего тела для достижения немедленной цели. Однако птица, которая носит веточки для постройки гнезда, использует их как материал, а не как продолжение своего тела. Обычно гнездо не рассматривают как орудие для выращивания птенцов, поскольку оно предназначено для достижения долгосрочной, а не ближайшей цели.

Галапагосский дятловый вьюрок (*Cactospiza pallida*) отыскивает насекомых в трещинах древесной коры, используя для этого колючку кактуса, которую он держит в клюве (рис. 27.4). Согласно приведенному выше определению, это типичный пример использования птицей орудия, однако можно ли считать это признаком интеллектуальной деятельности? С функциональной точки зрения использование колючки кактуса для отыскания пищи — это разумное решение определенной проблемы. О человеке, который находит такое решение этой проблемы, говорят, что он проявляет признаки интеллекта. И те ис-

следователи, которые намерены судить об интеллекте только на основе соответствующих реакций организма на определенные условия, должны допустить, что этот вьюрок ведет себя разумно.

Если бы оказалось, что поведение дятлового вьюрка носит в значительной степени врожденный характер, то мы могли бы уже не считать его пищедобывательное поведение проявлением интеллекта. Наблюдения за молодым дятловым вьюрком, взятым из гнезда в стадии оперившегося птенца, показали, что птица уже в раннем возрасте начинает манипулировать прутиками (Eibl-Eibesfeldt, 1967). Если этому голодному птенцу показать в какой-либо ямке насекомое, то он бросит прутик и будет пытаться достать насекомое клювом. Постепенно птенец начинает доставать насекомых прутиком, и кажется вполне вероятным, что в развитии такого поведения определенную роль играет научение. Но дает ли все это нам больше оснований рассматривать такое поведение как показатель интеллекта? Здесь нам нужно быть весьма осторожными. Даже если в развитии описанной выше активности какую-то роль действительно играет научение, то все же кажется вполне возможным, что дятловые вьюрки оказываются генетически предрасположенными к научению это-

Рис. 27.4. Галапагосский вьюрок пользуется клювочкой для поиска добычи. (Фотография Alan Rotot, Survival Anglia, Oxford Scientific Films Limited.)



му конкретному способу манипулировать прутиками почти так же, как некоторые птицы предрасположены к тому, чтобы научиться определенной песне. Напротив, пищедобывательное поведение представляет собой функциональный эквивалент интеллектуального поведения, и мы должны устоять перед искушением, чтобы не сказать, что птица на самом деле не обладает интеллектом только лишь потому, что она – птица, а не млекопитающее. Мы должны с большой осторожностью использовать для оценки поведения птиц те же критерии, которыми мы пользуемся при оценке аналогичного поведения шимпанзе.

При наблюдениях за живущими на свободе дикими шимпанзе было обнаружено, что для добывания пищи они пользуются палками, прутиками и стеблями травы. Последние могут использоваться для добывания термитов (рис. 27.5). Обезьяны тщательно выбирают эти стебельки и иногда даже видоизменяют их, чтобы они стали более подходящими для выполнения соответствующей задачи. Например, если кончик стебля загнется, то обезьяна может откусить его (Lawick-Goodall, 1970). Молодые шимпанзе нередко манипулируют стебельками травы во время игры, однако

использовать их для добывания пищи они начинают только в возрасте около трех лет. Но даже и тогда они сначала делают это достаточно неуклюже и могут выбирать неподходящие для этой цели орудия. Создается впечатление, что искусству добывания термитов не так легко научиться.

Было также обнаружено, что дикие шимпанзе используют палки для добывания меда из пчелиных гнезд и для выкапывания растений со съедобными корнями. Они используют также листья в качестве губки, чтобы добыть питьевую воду из дупла или других более мелких полостей дерева, а также для чистки отдельных частей тела. Вопрос об использовании орудий наиболее интенсивно изучался на диких шимпанзе, однако определенный материал был получен и на других диких приматах. Так, например, павианы используют камни для раздавливания скорпионов и прутики – для добывания насекомых (Kortland, Koopij, 1963).

По всей вероятности, в естественной среде обитания способность использования орудий формируется у каждого отдельного животного в результате как подражательного, так и инструментального науче-



Рис. 27.5. Шимпанзе пользуется веткой, чтобы достать термитов. (Фотография Peter Davey. С разрешения Bruce Coleman Ltd.)

ния. В этом отношении использование орудий у приматов трудно отличить от развития пищедобывательного поведения у дятлового выюрка. Некоторые биологи хотя и допускают, что использование орудий само по себе еще не является признаком интеллекта, однако утверждают, что оно создает предпосылки для истинно разумного поведения, в том числе и для возникновения совершенно новых его форм.

Предположение о том, что новые формы поведения в добывании термитов действительно встречаются у шимпанзе, подтверждается результатами сравнения способов добывания, используемых животными, относящимися к различным популяциям. Так, например, в Гомбе (Восточная Африка) шимпанзе используют прутики, не очищая их предварительно от коры. Иногда они по очереди используют каждый конец прутика. Шимпанзе из Окоробико (Центральная Африка) обычно очищают прутик от коры, перед тем как добывать насекомых, и используют только один конец прутика. Шимпанзе с горы Ассирик в Сенегале (Западная Африка) вообще не пользуются прутиком, а с по-

мощью больших палок проделывают в термитниках отверстия, через которые выбирают термитов рукой (McGrew et al., 1979). Обнаруженные различия позволяют предположить, что в пределах популяции существует определенное число вариаций поведения, которые могут привести к новым формам активности, соответствующим местным условиям. Способу «выуживания» термитов обезьяны научаются путем подражания, и он распространяется в популяции посредством «культурной преемственности».

Предположение о том, что некоторые формы поведения, типичные для определенной популяции, поддерживаются в ней за счет культурной преемственности, вполне подтверждается данными, приводимыми в научных публикациях (Bonner, 1980; Mundinger, 1980). В нескольких (хотя и немногих) случаях удалось наблюдать возникновение у животных новых форм поведения и зарегистрировать, каким образом это поведение распространилось среди членов популяции. Хорошо известен случай с японскими макаками (*Macaca fuscata*), обитающими на острове Кошима (Kawamura,

1963). Чтобы заставить обезьян держаться на открытом месте, где за ними легче было бы наблюдать, экспериментаторы дополняли их меню, разбрасывая по берегу «клубни» батата. Они видели, как 16-месячная самка по кличке Имо отмывала в ручье песок с «клубней». Она регулярно проделывала эту операцию, и вскоре ей стали подражать другие обезьяны, особенно ее сверстницы. В течение 10 лет эта привычка распространилась почти во всей популяции – за исключением только взрослых особей старше 12 лет и молодняка, не достигшего еще годовалого возраста. Два года спустя Имо придумала еще одну операцию по очистке пищи. Экспериментаторы разбросали по берегу зерна злаков, и обезьяны собирали их по одному. Имо же набрала полную горсть смешанных с песком зерен и бросила все это в воду. Песок пошел ко дну, а зерна оказались легко собрать с поверхности воды. Эта новая операция по очистке пищи распространилась среди особей популяции точно так же, как и способ мытья «клубней» батата. Новое поведение прежде всего переняли сверстницы Имо. Матери научились этой операции от молодых обезьян, а взрослые самцы освоили ее последними.

Была ли Имо особенно умной обезьяной? С одной стороны, можно утверждать, что ее научение было схоже с так называемым научением типа инсайта, о котором говорилось в гл. 19. Имо сделала свои открытия случайно и научилась их использовать. Совсем необязательно, чтобы в этой ситуации у нее имел место какой-то особый инсайт. С другой стороны, многие изобретения человека возникают подобным же образом. Если какая-либо изобретательность в поведении приводит к истинному улучшению условий жизни обезьян, то это расценивается как форма адаптивного поведения, приобретенная посредством усилий индивидуальной особи. Если судить по результатам, то Имо представляется высокоинтеллектуальной обезьяной. Но коль скоро мы считаем, что интеллект включает в себя такой механизм, как рассуждения, то нам необходимо больше знать о мыслительных процессах Имо, прежде чем мы сможем сделать какой-либо вывод.

27.3. Культурные аспекты поведения

Эволюция представляет собой результат естественного отбора, и наследование приобретенных свойств обычно невозможно. Как бы хорошо ни было адаптировано отдельное животное к условиям своей среды обитания – путем научения или в результате физиологических адаптаций, – эти приобретенные адаптации не могут быть переданы потомству с помощью генов. Именно эта точка зрения сейчас широко принята среди биологов. Однако, как мы уже знаем, информация может передаваться от родителей к потомству путем подражания и посредством импринтирования. Передачу информации от одного поколения к другому негенетическим путем называют *культурной преемственностью*.

Мы уже знаем (гл. 20), что благоприятные для научения чувствительные периоды у многих животных проявляются на раннем этапе их жизни. Именно во время этих периодов молодняк часто перенимает навыки от своих родителей. Так, например, белоголовая воробьиная овсянка запомнит песню своих родителей только в том случае, если услышит ее во время чувствительного периода своего развития между 10 и 50 сут жизни. Если во время этого периода отдельные птенцы были лишены возможности услышать песню своего вида, то в течение всей своей дальнейшей жизни они уже никогда не могли научиться специфической песне белоголовой воробьиной овсянки. Следует сказать, что птенцы этого вида овсянок никогда не научаются песням, которые бы существенно отличались от их собственной, тогда как другие птицы, например снегирь, способны научиться петь песни совершенно других видов. Так, воспитанный канарейкой снегирь заимствует ее песню. Тенденция копировать песню родителей приводит к возникновению региональных вариаций даже у тех видов, которые способны освоить только песни, напоминающие песни их вида. К примеру, у обитающих в районе Сан-Франциско популяций белоголовой воробьиной овсянки, которые были разделены всего лишь несколькими километрами, обнаружены различные диалекты (Marler, Tamura, 1964).

Диалекты животных представляют собой элементарную форму явления, называемого традицией. Птенцы белоголовых воробьиных овсянок обязательно слышат песенные диалекты, характерные для тех мест, где они родились, поскольку чувствительные периоды научения пению приходятся у них на тот период развития, когда они еще не способны покинуть гнездо. Еще одна форма традиционного поведения — это миграции по определенным маршрутам некоторых млекопитающих и птиц. Гуси, утки и лебеди совершают эти миграционные перелеты стаями, состоящими из взрослых и молодых птиц. Молодняк учится у взрослых лететь по маршруту, характерному для данной популяции, останавливаться в традиционных местах отдыха, использовать места размножения и зимовки (Schmidt-Koenig, 1979). Существует и много других примеров. Северные олени также проявляют верность традиционным маршрутам миграции и тем районам, где у них обычно рождаются олениата. Мигрирующие лососи появляются на свет в пресноводных ручьях, а затем уплывают в море. Молодые рыбы импринтируют запах воды родного ручья и возвращаются к нему, когда становятся взрослыми, чтобы нереститься в традиционном месте. Известно, что некоторые тропы оленей и другие млекопитающие используют в течение столетий. В некоторых районах Великобритании и Германии, где дороги пересекают традиционные пути миграции жаб, служители заповедников во время брачного периода этих земноводных стоят на страже, чтобы предотвратить их гибель под колесами машин.

Простые формы традиционного поведения не требуют от животных каких-либо особых способностей к научению или особого их обучения. Это поведение проявляется как неизбежное следствие условий, в которых воспитываются молодые животные, и их стремление импринтировать все особенности местообитания, родителей и своих сверстников. Однако у некоторых животных поведение формируется на основе более сложного научения. Мы уже видели, что некоторые формы использования орудий у приматов могут распространяться по всей популяции — по-видимому, в ре-

зультате подражательного научения.

Однако подражание не является необходимым признаком высокого интеллекта. Животные могут копировать друг друга в результате простого социального облегчения (facilitation) проявлений соответствующей активности. Многие животные, питаясь в группе, съедают больше, чем при питании в одиночку. Это было продемонстрировано в экспериментах на цыплятах, щенках, рыбах и опоссумах. Если цыпленку дают возможность наесться досыта, а затем подсаживают его к другим цыплятам, которые продолжают есть, то сытая птица тоже начнет есть. Замечено также, что домашние цыплята стремятся клевать, когда это делают другие цыплята, даже если поблизости нет никакой пищи. Цыплята стараются клевать любые мелкие объекты такого типа, которые клюет их мать. На воробьях и зябликах было продемонстрировано стремление животных поедать именно ту пищу, которую потребляют другие (Davis, 1973).

Социальное облегчение определенного поведения можно обнаружить и при избегании животными вредной пищи. Предпринятые в США попытки уничтожить большие стаи обыкновенных ворон с помощью ядовитых приманок не привели к успеху, поскольку большая часть птиц начинала избегать этих приманок после отравления нескольких птиц. Подобно этому реакция всего лишь одной крысы на новую пищу может быть достаточной, чтобы определить реакции других крыс группы. Если одна крыса ест данную пищу, то другие присоединяются к ней, но если она, обнюхав пищу, отвергает ее, то другие тоже от нее отказываются. Иногда первая крыса мочится на эту приманку и таким образом предупреждает других о том, что ее следует избегать (Rozin, 1976b).

Очень часто привлечение к пище или, напротив, отвергание ее за счет социальных взаимодействий возникает как результат стремления животных изучить места, где побывали другие особи вида, а не как результат прямого копирования поведения других. По-видимому, именно таким образом объясняется случай традиционного воровства молока, которое совершали в Англии синицы-лазоревки. В течение мно-



Рис. 27.6. Синица-лазоревка открывает бутылку, чтобы полакомиться молоком. (Фотография John Markham. С разрешения Bruce Coleman Ltd.)

гих лет в Англии к домам жителей ранним утром доставляли молоко и оставляли его у порога. Лазоревки, а иногда и большие синицы, проклевывали сделанные из фольги бутылочные крышки и угощались собравшимися в верхней части бутылок жирными сливками (рис. 27.6). Хайнд и Фишер (Hinde, Fisher, 1951) сообщают о том, что сначала случаи такого воровства появились в отдельных районах страны, а затем постепенно оно распространилось и дальше, что наводит на мысль о том, что

птицы научаются такого рода навыкам друг у друга.

Другой интересный пример традиционного пищевого поведения наблюдал Нортон-Гриффитс у молодых куликов-сорок (Norton-Griffiths, 1967; 1969) – птиц, которые живут на морском берегу и питаются мидиями, т.е. моллюсками, заключенными в твердую двустворчатую раковину. Взрослые птицы пользуются одним из двух способов добычи мяса этого моллюска. Либо они очень сильно ударяют

клювом, как молотком, по самому тонкому участку раковины, либо вставляют клюв в открытый сифон, когда мидии находятся под водой, и разрезают им приводящую мышцу, которая держит обе створки вместе, закрывая раковину. Взрослые птицы вскрывают раковины одним или другим способом, и никогда одна и та же птица не пользуется обоими способами вскрытия раковины. Более того, оба члена брачной пары используют один и тот же метод добычи мяса мидии. Меняя местами яйца тех и других птиц, Нортон-Гриффитс показал, что птенцы научаются способу вскрытия раковин мидий от своих родителей. В раннем возрасте у всех птенцов наблюдаются движения, которые соответствуют приемам и тех и других родителей, но птенцы, по-видимому, не практикуют их. Вполне вероятно, что оба способа добычи мяса до определенной степени врожденные. Каким образом молодые птицы приобретают необходимый им навык, остается до конца не выясненным. Они живут со своими родителями 18–26 нед, тогда как птенцы тех куликов-сорок, которые ловят главным образом другую добычу, остаются с родителями всего лишь 6–7 нед. Птенцам, воспитанным в традициях питания мидиями, приходится принимать пищу от родителей, пока они находятся в поре ученичества. Быть может, птенцы научаются добывать себе пищу путем наблюдения, а быть может, дело в том, что для такого способа добывания необходима координация движений, требующая для своего формирования длительного времени.

Из этих примеров становится очевидно, что преемственность культурных традиций не обязательно требует большого интеллекта от отдельных особей данной популяции. Хотя и высокоразвитая культура, и высокоразвитый интеллект — это очень важные человеческие особенности, они не обязательно связаны причинной связью. У примитивных народов существует много культурных традиций, которые носят

адаптивный характер, однако на первый взгляд не кажутся рациональными. Например, большая часть традиционных методов приготовления блюд из кукурузных зерен туземцами Нового Света основана на том или ином варианте их щелочной обработки. Часто кукурузу варят в течение примерно 40 мин в воде, содержащей древесную золу, щелок или растворенную известь, а затем все это сразу съедают или превращают в тесто, лепешки и т. д. Эта щелочная обработка проводится по причинам чисто традиционным, хотя некоторые и утверждают, что после такой обработки пища становится более вкусной. Однако обработка пищевых продуктов щелочью имеет важное значение для питания. В местной кукурузе содержится мало лизина — аминокислоты, относящейся к группе незаменимых аминокислот. Большая часть содержащегося в кукурузе лизина находится в составе неперевариваемого белка, называемого глютелином. В результате щелочной обработки происходит расщепление глютелина, и при этом выделяется лизин, который значительно улучшает питательные качества пищи. Оказалось, что все туземцы, у которых основу питания составляет кукуруза, используют те или иные способы щелочной обработки пищи. Вполне вероятно, что естественный отбор, действуя через неправильное питание, элиминирует ту часть популяции, которая не следует традициям в обработке пищи.

Таким образом, мы видим, что, хотя культурная преемственность и может действовать в обход биологической наследственности и приводить к очень быстрой эволюции, продукты культурной эволюции по-прежнему остаются объектом естественного отбора. Хотя некоторые склонности к научению и являются существенными для изменения поведенческой культуры, большого интеллекта для этого не требуется, и те люди, которые следуют традиционным видам деятельности, часто оказываются не в состоянии дать рационального объяснения своему поведению.

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Очень трудно сравнивать интеллектуальные способности животных различных видов, поскольку многие из них обладают специфическими навыками и в то же время специфическими «неспособностями» решать какие-то определенные задачи. Следует ли судить об интеллектуальных возможностях животных по типу задач, которые они могут решить, или по тому способу, которым они это делают?
2. Способность к использованию орудий широко распространена в животном мире, а некоторые виды могут даже сами создавать свои собственные орудия. Следует ли рассматривать эту способность как показатель разумной деятельности?
3. Преемственность культурных традиций, посредством которой происходит передача информации от одного поколения к следующему негенетическим путем, наблюдается у многих видов животных. Усвоение традиций может осуществляться в результате импринтирования или подражательной деятельности.

Рекомендуемая литература

- Bonner J. T.*, 1980. The Evolution of Culture in Animals, Princeton, New Jersey, Princeton University Press.
- Jerison H. J.*, 1973. Evolution of the Brain and Intelligence, New York, Academic Press.
- Macphail E. M.*, 1982. Brain and Intelligence in Vertebrates, Oxford, Clarendon Press.

Сознание и ЭМОЦИИ у ЖИВОТНЫХ

Эмоции — это существенная часть человеческих переживаний. С точки зрения здравого смысла можно прийти к единому мнению о том, что именно подразумевается под эмоциями, и мы обычно единодушны в понимании атрибутов различных эмоций. Однако при изучении эмоций с научной точки зрения возникает целый ряд трудных проблем.

Эмоции могут проявляться на субъективном, физиологическом и поведенческом уровнях, которые трудно согласуются друг с другом. С точки зрения субъективных проявлений эмоции — это, в сущности, субъективные переживания. Не существует такого способа, который помог бы нам узнать, на что именно похожи эмоциональные переживания другого человека. Мы склонны предполагать, что эти переживания точно такие же, как и наши собственные, но у нас нет никакого логического пути, чтобы убедиться в этом предположении. Когда же мы подходим к проблеме эмоционального переживания животных, то здесь мы сталкиваемся с еще большими трудностями. Мы склонны предположить, что похожие на нас животные, например приматы, способны на такие же эмоциональные переживания, как и мы, а животные, которые на нас непохожи, например насекомые, если и способны на какие-либо переживания, то, по всей вероятности, только на те, которые очень отличаются от наших. Однако это всего лишь голос здравого смысла, а не научный вывод. С точки зрения науки, мы не можем утверждать, что у животных имеются какие-то особые субъективные чувства — логически мы вправе делать такие предположения только в отношении других людей.

С точки зрения физиологии эмоциональ-

ные состояния человека обычно сопровождаются изменениями вегетативных показателей, но эти показатели не дают нам надежного ключа для определения конкретных эмоциональных состояний. У животных особенно трудно дифференцировать эмоции (например, страх, агрессивность, сексуальные ощущения), даже когда такие физиологические показатели, как повышение частоты сердечных сокращений или нарушение гормонального равновесия, действительно свидетельствуют об эмоциональном возбуждении организма. Другими словами, большинство животных проявляют одни и те же физиологические реакции безотносительно к тому, отражают ли их эмоциональный ответ реакцию страха, агрессии или проявление полового чувства. Таким образом, хотя мы и можем кое-что выяснить на основе физиологических исследований, интерпретация физиологических ответов оказывается весьма трудной.

Чарлз Дарвин (1872) подчеркивал коммуникативный аспект эмоций. Как мы уже видели в гл. 22, он утверждал, что мимические реакции и другие поведенческие признаки эмоций произошли от защитных реакций и других утилитарных аспектов поведения. Хотя эволюционная концепция Дарвина, которую развивали и широко распространяли ранние этологи, в настоящее время считается общепринятой, его представления об эмоциях кажутся весьма примитивными. Дарвин и его ученик Джордж Романес не смущались, когда обозначали эмоции животных терминами, характеризующими эмоции человека. Они писали, в частности, что поведение и мимика провинившейся собаки выражают «стыд» (Darwin, 1872), рыба переживает

«ревность», а у попугая проявляется чувство «гордости», когда он произносит свои «слова» (Romanes, 1882). Столь антропоморфический подход вызвал у психологов протест. Например, Морган (Morgan, 1894) пропагандировал такой подход к изучению данной проблемы, в котором не было бы каких-либо спекуляций по поводу мыслей и чувств животных.

В этой главе мы попытаемся понять внутреннюю жизнь животных с точки зрения их субъективного мира, а также их физиологических и поведенческих проявлений. Кроме того, мы обсудим вопрос о том, какое значение имеют эти исследования для обеспечения благосостояния животных и для выбора условий их содержания.

28.1. Самосознание у животных

На протяжении почти 75 лет нашего столетия прочно господствовало представление бихевиористов о том, что субъективные психические переживания животных не могут быть предметом научных исследований. В течение этого времени такие ученые, как Толмен (Tolman, 1932), оспаривали эту точку зрения, но они практически никак не влияли на господствующее мировоззрение (см. обзор Griffin, 1976). Позиция бихевиористов с логической точки зрения кажется неприступной, однако ее можно обойти различными путями. Один из аргументов заключается в том, что, хотя мы и не можем доказать, что животные обладают субъективными переживаниями, вполне возможно, что на самом деле так оно и есть. А если бы это было так, то что тогда изменилось бы? Другой подход базируется на утверждении, что с эволюционной точки зрения представляется маловероятным, чтобы между человеком и животными в этом отношении был существенный разрыв.

Гриффин (Griffin, 1976), который одним из первых начал планомерную атаку на позиции бихевиоризма, использовал оба этих аргумента. По его мнению, изучение коммуникации животных с наибольшей вероятностью должно принести нам доказательства того, что «они обладают психическими переживаниями и сознательно об-

щаются друг с другом». Однако при исследовании языковых способностей животных в последние годы это давнее обещание оказалось невыполненным. До сих пор вызывает спор поведение шимпанзе, которых обучили некоторым особенностям языка человека, и существует сомнение в том, что когда-либо эти эксперименты позволят нам многое узнать о субъективных переживаниях этих животных (Terrace, 1979; Ristau, Robbins, 1982). Были предприняты самые различные попытки исследовать субъективный мир животных другими способами, к описанию которых мы и переходим.

Осознают ли животные себя в том смысле, что имеют ли они представления о позах, которые принимают, и о действиях, которые совершают? Конечно, поступающая от суставов и мышц сенсорная информация направляется к мозгу, и поэтому животное, по-видимому, должно быть осведомлено о своем поведении. В экспериментах, направленных на выяснение этого вопроса, крыс обучали нажимать на один из четырех рычагов в зависимости от того, какой из четырех активностей было занято животное, когда раздавался звук зуммера (Beninger et al., 1974). Например, если этот сигнал заставлял крысу в тот момент, когда она чистила шерсть (was grooming), она должна была нажимать на «груминговый» рычаг, чтобы получить пищевое подкрепление. Крысы научились нажимать на различные рычаги в зависимости от того, занимались ли они чисткой шерсти, ходили, поднимались на задние лапки или находились в покое в момент, когда слышался звук зуммера. Результаты подобных экспериментов (Morgan, Nicholas, 1979) показали, что крысы способны строить свое инструментальное поведение на основе информации об их собственном поведении и сигналов, поступающих из внешней среды. В каком-то смысле крысы должны знать о своих действиях, но это совсем не означает, что они их осознают. Они могут осознавать свои действия точно так же, как и внешние сигналы.

Многие животные реагируют на зеркало так, как будто они видят других особей своего вида. Однако некоторые данные свидетельствуют о том, что шимпанзе и орангутаны могут узнавать себя в зеркале.



Рис. 28.1. Шимпанзе Вики имитирует свое изображение на фотоснимке. (Рисунок по фотографии.)

Молодые шимпанзе, рожденные на воле, пользовались зеркалом, чтобы чистить те части своего тела, которые другим путем увидеть невозможно. Гэллуп (Gallup, 1977; 1979) наносил небольшие пятнышки красной краски на бровь и противоположное ухо нескольким шимпанзе, когда они находились под легкой анестезией. По утверждению экспериментатора, шимпанзе, выйдя из наркотического состояния, прикасались к этим частям своего тела не чаще, чем обычно. Тогда он дал обезьянам зеркало. Шимпанзе начали разглядывать свои отражения в зеркале и постоянно трогать окрашенные брови и уши.

Можно ли считать, что способность животного реагировать на какие-то части своего тела, которые оно видит в зеркале, свидетельствует о его самоосознании? Этот вопрос непосредственно связан с более широким вопросом. Свидетельствует ли способность животного подражать действиям других о его «знании себя»? Шимпанзе невероятно искусны в подражании друг другу и людям. Хотя истинное подражание следует очень тщательно отличать от других форм социального научения (Davis, 1973), мало кто сомневается в том, что приматы способны к подражанию. Например, шимпанзе Вики, воспитывавшейся в

семье Хейесов (Hayes), было предложено скопировать серию из 70 движений. Многие из этих движений она никогда ранее не видела, но десять из них скопировала сразу, как только ей их показали. Вики научилась производить в ответ на соответствующие демонстрации 55 двигательных актов (рис. 28.1). Она также научилась выполнять довольно сложные домашние дела, например мыть посуду или вытирать пыль (Hayes, Hayes, 1952). Многим из этих действий она подражала спонтанно, без чьих-либо наводящих посылок. Однако шимпанзе по подражательным способностям не смогла справиться с ребенком. Исследователи считали, что подражательная активность Вики соответствует способностям детей в возрасте от 12 до 21 мес. Способность к подражанию иногда считают признаком интеллекта, однако этот тезис стоит взять под сомнение, поскольку подражание наблюдается и у очень маленьких детей, и у самых различных немлекопитающих животных. При изучении пения птиц оказалось, что у многих видов птиц при научении пению наблюдаются некоторые формы подражания звукам, причем некоторые птицы в этом отношении особенно искусны. Попугаи и индийские скворцы майны способны необычайно

точно воспроизводить звуки человеческого голоса (Nottebohm, 1976).

Чтобы иметь возможность подражать, животное должно получить внешний слуховой или зрительный пример для подражания и добиться соответствия ему с помощью определенного набора своих собственных моторных инструкций. Например, ребенок, который подражает взрослому, высовывая язык, должен как-то ассоциировать вид языка со своими моторными инструкциями, необходимыми для того, чтобы самому высунуть язык. Ребенок при этом совершенно не обязан знать, что у него есть язык, — он просто должен связать данное сенсорное восприятие с определенным набором моторных команд. Каким образом это происходит, остается загадкой. Однако вопрос о том, необходимо ли самоосознание для осуществления подражательной деятельности, является спорным.

Отчасти проблема состоит в том, что нам необходимо выяснить, что же именно мы подразумеваем под термином самоосознание (selfawareness). Как отмечал Гриффин (Griffin, 1982), многие философы проводят различия между понятиями «осознание», или «знание себя» (awareness), и «сознание» (consciousness. Осознание — это вид восприятия, тогда как сознание включает в себя особый род самоосознания, которое не ограничивается простой осведомленностью о разных частях своего тела или процессах, протекающих в мозгу. Сознание, с этой точки зрения, включает в себя какое-то предположительное знание того, что *Я* испытываю ощущения или думаю, что это *Я* существо, знающее об окружающем мире. Мы разобрали несколько примеров того, что животные обладают знаниями в сфере восприятия, т.е. знают непосредственно воспринимаемые характеристики объектов. Однако способность животного сообщать о своих действиях, подражать действиям других или узнавать свое изображение в зеркале не обязательно требует наличия сознания в том смысле, как оно было здесь определено.

Рассогласование между осознанным и неосознанным восприятиями можно наблюдать у людей с повреждениями мозга. Некоторые люди, у которых повреждены

определенные области мозга, связанные с обработкой зрительной информации, сообщают о том, что они частично ослепли. Они не в состоянии назвать объекты, которые предъявляют им в определенных областях поля зрения. Они утверждают, что не могут увидеть эти объекты; однако, когда их просят указать на них, они зачастую могут сделать это очень точно (Weiskrantz, 1980). Один больной точно угадывал, какую линию ему показывали; горизонтальную или диагональную, хотя он и не знал, видит ли он что-либо (Weiskrantz et al., 1974). Это явление, названное *слепым зрением*, возникает в результате повреждения тех областей мозга, которые ответственны за опознание зрительных сигналов (visual awareness), тогда как другие области мозга, участвующие в зрительном процессе, остаются интактными. Именно эти области мозга помогают больному делать правильное суждение, хотя он и не знает о том, что он видит.

28.2. Физиологические аспекты эмоций

Эмоциональные состояния сопровождаются усилением активности *вегетативной нервной системы*, отдела нервной системы позвоночных, который регулирует работу внутренних органов, например кровеносных сосудов, сердца, кишечника, легких и некоторых желез. Вегетативная нервная система находится под контролем головного мозга и обеспечивает два типа иннервации, оказывающие противоположные влияния на внутренние органы. *Симпатическая нервная система* активируется в условиях стресса или напряжения и обеспечивает мобилизацию организма в чрезвычайных обстоятельствах. Ее влияние проявляется в увеличении кровоснабжения мышц, мозга, сердца и легких, усилении частоты сокращений сердца и ослаблении притока крови к кишечнику и периферическим частям тела. *Парасимпатическая нервная система* анатомически отделена от симпатической; она обеспечивает восстановительную функцию, возвращая к норме кровоснабжение органов и нейтрализуя другие эффекты симпатической активности. Эмоциональное возбуждение сопровождается симпатической активацией.

У человека это проявляется в увеличении частоты сокращений сердца, усилении потоотделения и изменении периферического кровообращения, в результате чего лицо бледнеет или, напротив, становится красным.

Психолог Джеймс высказал предположение, что субъективные переживания эмоций берут свое начало в возбуждении сенсорных рецепторов, вовлекающихся в данную эмоциональную реакцию. Например, пугающий раздражитель должен вызвать определенные поведенческие и физиологические изменения, а уже эти изменения порождают субъективное переживание испуга. Как пишет Джеймс (James, 1980), когда мы встречаемся с медведем, мы убегаем. Мы убегаем не потому, что пугаемся, — мы пугаемся потому, что бежим. Современник Джеймса — Ланге (Lange) предложил схожее объяснение для эмоционального переживания, и эта точка зрения известна в настоящее время как *теория Джеймса-Ланге*.

Кэннон (Cannon, 1927) утверждал, что симпатическое возбуждение во многом характеризуется одинаковой картиной независимо от того, какую эмоцию переживает организм в данный момент. Он показал, что у кошек даже после устранения всех видов сенсорной обратной связи к вегетативным нейронам продолжают проявляться такие признаки эмоционального поведения, как шипение и слюноотделение. Кэннон пришел к заключению, что активация вегетативной нервной системы не является необходимой для эмоционального переживания, хотя эмоциональное переживание и влияет на вегетативную активность. Когда испытуемым вводят гормон адреналин, у них можно наблюдать самые различные симпатические реакции, например потоотделение, усиление частоты сердечных сокращений и т. д. Однако при этом испытуемые не сообщают о каких бы то ни было эмоциональных переживаниях. Некоторые из них говорят об определенных физических симптомах, а другие — о том, что они ощущают «холодную» эмоцию — состояние, напоминающее раздражение или страх (Landis, Hunt, 1932).

Активация вегетативных функций организма может обеспечить основу для эмо-

циональных переживаний, но она не создает никакой дифференциации в состояниях организма при различных эмоциональных ситуациях. Однако определенная ситуация, будучи воспринятой субъектом, может привести его к интерпретации вегетативного возбуждения в виде соответствующего эмоционального переживания. Эту гипотезу предложили Шехтер и Сингер (Schachter, Singer, 1962). Они вводили испытуемым адреналин, говоря, что это инъекция витамина. Некоторым из подопытных лиц они сказали, что этот укол вызовет у них усиление сердцебиения, покраснение и т. д. (т. е. реальные эффекты адреналина), тогда как другим сообщали, что у них могут возникнуть такие побочные эффекты, как зуд или онемение (т. е. они были дезинформированы). Затем всех испытуемых попросили посидеть в комнате ожидания, перед тем как у них проверят зрение. В этой комнате за ними наблюдал скрытый от них экспериментатор, а другой экспериментатор-ассистент находился вместе с ними. В одном опыте этот второй экспериментатор вел себя таким образом, как будто он был сердит и молчалив, а в другом, напротив, он был весьма несерьезным и веселым. Когда испытуемых попросили оценить их эмоциональные переживания после пребывания в комнате ожидания, оказалось, что между этими тестовыми ситуациями обнаружились значительные различия. Испытуемые, которые были дезинформированы в отношении последствий инъекций, чувствовали себя в присутствии игривого ассистента более веселыми, чем испытуемые, которые были информированы правильно. В присутствии же угрюмого соучастника они чувствовали себя раздраженными и более обиженными, чем контрольные испытуемые. Хотя эти эксперименты и критиковались некоторыми авторами (например, Plutchik, Aх, 1970), тем не менее они дают основание предположить, что в формировании нашего эмоционального переживания принимают участие и ощущение нашего физиологического состояния, и наша оценка внешней обстановки.

Пытаясь оценить субъективные переживания животных с точки зрения физиологии, можно провести прямые сопоставле-

ния с человеком, но ни одно из них не будет вполне удовлетворительным. Например, способны ли животные ощущать боль? Когда животных подвергают раздражениям, вызывающим боль у человека, у них наблюдаются физиологические реакции, идентичные реакциям человека. Блокирующие боль вещества, которые ослабляют субъективные, физиологические и поведенческие реакции на боль у человека, оказывают сходные влияния на типичные поведенческие признаки боли у животных. Однако интерпретация таких данных основывается главным образом на использовании поведенческих показателей. Например, просто рефлекторное отдергивание, по-видимому, не может быть хорошим показателем боли (как субъективного переживания), поскольку в мире животных такие реакции весьма распространены и встречаются у очень примитивных организмов. Даже по такому критерию, как крик, трудно оценивать боль. Если собаки и обезьяны в случае тяжелого ранения будут вопить от боли, то антилопа останется относительно молчаливой даже тогда, когда хищник рвет ее на куски. Эти вопли могут служить для того, чтобы получить помощь от других членов группы, но ведь они могут также навлечь опасность на тех, кто на них откликнется.

Чтобы оценить вероятность того, что и животным присущи субъективные переживания, аналогичные переживаниям человека, иногда прибегают к сравнительному анализу анатомии мозга. В качестве показателя прогрессивного развития от простого животного к более интеллектуальному обычно используются весьма простые критерии, такие, как размеры всего головного мозга или корковой его части. Однако результаты тщательных аналитических исследований показали, что в различных группах животных некоторые структуры мозга существенно различаются. Ходос (Hodos, 1982) предположил, что некоторые из этих специализированных областей могут принимать участие в обеспечении определенного типа психической активности, которую у человека обычно связывают с деятельностью коры больших полушарий. Кроме того, при оценке интеллектуальных способностей животных на основе особен-

ностей их мозговых структур часто бывает трудно предложить хороший метод, который не был бы связан с антропоморфическими предположениями (Macphail, 1982).

28.3. Сознание и ощущение страдания

Проблема сознания животных таит в себе много трудностей. Спектр научных представлений по этому поводу очень широк. Одни ученые уверены в том, что сознания у животных нет, а другие утверждают, что у большинства животных сознание есть. Существуют исследователи, считающие, что сознание не может быть предметом научного изучения, и исследователи, считающие эту тему не заслуживающей внимания. Ситуация осложняется еще и тем, что очень трудно прийти к приемлемому определению сознания.

Гриффин (Griffin, 1976) определяет сознание как способность организма создавать психические образы и использовать их для управления своим поведением. Это очень напоминает определение, которое предлагает Оксфордский толковый английский словарь. Быть в сознании — это значит «знать, что ты сейчас делаешь или собираешься делать, имея перед собой цель и намерение своих действий» (см. Griffin, 1982). Согласно Гриффину (Griffin, 1976), «намерение включает в себя психические образы будущих событий, причем намеревающийся представляет себя одним из участников этих событий и производит выбор того образа, который он попытается реализовать». Хотя Гриффин и другие исследователи (например, Thorpe, 1974) рассматривали намерение и сознание как неотъемлемую часть одного и того же явления, эта точка зрения не является общепринятой. В гл. 26 было показано, что преднамеренное поведение не всегда требует сознания.

Как мы уже видели раньше, многие исследователи полагают, что сознание нельзя сводить только к знанию своих чувственных восприятий. Например, Хамфри (Humphrey, 1978) понимал сознание как самознание (self-knowledge), которое используется организмом, чтобы предска-

ать поведение других индивидуумов, а Хаббард (Hubbard, 1975) полагал, что оно подразумевает осознание себя как чего-то отличного от других. Такое знание может быть использовано как основа коммуникации, но это не означает, что сознание непременно включает в себя язык. Мы можем согласиться с Пассингэмом (Passingham, 1982), что «говорящий язык революционизировал мысль. Использование языка для мышления создало условия для того, чтобы интеллект мог достичь гораздо более высокого уровня. Животные думают, но люди способны думать абсолютно по-другому, используя совершенно другой код». Несомненно, что вторжение языка изменило сам способ, каким мы осмысливаем самих себя. Нам трудно представить себе сознание без языка. Однако это не дает нам права считать, что животные, которые не имеют языка или обладают очень примитивным языком, не имеют сознания. Мы уже видели раньше, что у животных, которые не имеют языка, эквивалентного человеческому, можно обнаружить признаки самоосознания. Поэтому мы не должны приравнивать язык к сознанию.

Могут ли животные испытывать осознанное страдание? Если стоять на позиции здравого смысла, то мы склонны предположить, что могут. Когда мы находимся в бессознательном состоянии, мы не страдаем от боли или душевных мук, поскольку какие-то области нашего мозга кажутся инактивированными. Мы не знаем, однако, отвечают ли эти области только за сознание или же за сознание плюс еще какие-то аспекты работы мозга. Таким образом, хотя в бессознательном состоянии мы не испытываем боли, мы не можем на основе этого сделать вывод о том, что сознание и страдание идут рука об руку. Вполне может быть, что все то, что лишает нас сознания, одновременно рекрасает ощущение боли, но одно и другое не имеют причинной связи.

У нас нет никакой концепции в отношении того, что может включать в себя совокупность сознательного опыта животного, если таковой существует. Поэтому мы не можем сделать никакого заключения о том, существует ли какая-ли-

бо связь между сознанием животных и их чувством страдания. В своем неведении мы, должно быть, очень неправы, когда, думая о животных, полагаем, что ощущение страдания может быть лишь у тех из них, которые обладают интеллектом, языком и у которых обнаруживаются признаки осознанных переживаний.

Есть свои недостатки и свои достоинства в том, что мы используем самих себя в качестве моделей, на которых пытаемся изучить возможности ощущений у животных (Dawkins, 1980). Слишком слаба научная основа для проведения аналогии между психическими переживаниями человека и животных. Было бы некорректно с научной точки зрения приходить к какому-то заключению о психических переживаниях животных на основе таких данных. Вместе с тем мы сами делаем заключения о психических переживаниях других людей только на основе аналогии с нашими собственными переживаниями. Когда мы видим, как другой человек страдает или кричит от боли, мы не пренебрегаем этим, хотя и не можем доказать идентичность его психических переживаний с нашими. Мы «истолковываем сомнения в пользу обвиняемого» и приходим к нему на помощь. Быть может, в отношении представителей других биологических видов мы тоже должны истолковывать наши сомнения в их пользу?

28.4. Перспективы эволюции

Нам кажется естественным помогать другим людям, когда они испытывают страдания. Наши симпатии, по всей вероятности, имеют врожденную основу, хотя в какой-то степени на них могут влиять различные культурные традиции. Даже если мы по отношению к кому-либо проявляем жестокость, мы вполне отдаем себе отчет, что заставляем этого человека страдать. Мы автоматически предполагаем, что его психические переживания должны быть подобны тем, которые испытывали бы мы сами в той же ситуации. Похоже на то, что естественный отбор сделал нас такими, что мы предполагаем сходство между психическими пережива-

ниями других людей и нашими собственными. Почему?

Некоторые исследователи (например, Humphrey, 1979; Crook, 1980) утверждают, что в ходе эволюции сообществ, члены которых были тесно связаны между собой, определенные преимущества имели те сообщества, где особи оказывались способными понимать других. Под «пониманием других» мы подразумеваем определенную осведомленность о других как о существах, чувства которых подобны нашим собственным. Такое понимание могло бы помочь развитию способности особей реагировать на индивидуальные качества других особей, а быть может, и развитию языка, способного выражать эти симпатии. Гриффин (Griffin, 1981) предполагает, что то же самое могло происходить с представителями других видов животных и что «животные, которые осознают свои социобиологические цели, могут достигать их более эффективно, чем было бы в противном случае». Можно с определенностью сказать, что социальная и политическая жизнь некоторых приматов¹ кажется достаточно сложной, чтобы обеспечить такого рода развитие. Проблема заключается в том, что для каждой обнаруженной нами или предполагаемой характерной особенности живого организма мы всегда можем выдумать кажушееся правдоподобным адаптивное преимущество.

Мы можем достичь больших успехов, если сконцентрируем внимание на возможности возникновения в ходе эволюции более широко распространенных и более простых качеств психики животных. Почему, например, могло развиваться у животных чувство боли? Если представить себе популяцию животных, которые обладают простыми поведенческими реакциями избегания, но лишены ощущений боли или страдания, то можно также предположить появление среди них мутанта, имеющего некоторое примитивное понятие о боли. Смог бы такой мутант успешно «завоевать» популяцию? Очевид-

но, что это новое качество может дать преимущества в процессе отбора только в том случае, если оно вызовет какие-то изменения в поведении животного. Трудно представить себе, каким образом естественный отбор мог бы влиять на психическое переживание, если бы оно было чем-то чисто личным и никак не проявлялось вовне. Быть может, это новое качество могло бы улучшить способность животного общаться со своими родственниками, а может, как-то помогло бы ему более эффективно узнавать об опасностях окружающего мира. Мы этого не знаем, но мы можем по крайней мере отточить наши гипотетические представления, проверяя их соответствие известным закономерностям эволюционной биологии. Смогло ли бы предполагаемое новое свойство успешно завоевать популяцию? Смогла ли бы сформироваться эволюционно стабильная стратегия (см. гл. 7)? И так далее.

Рассматривая вопрос о страдании у животных с эволюционной точки зрения, надо бы «использовать сомнения в пользу обвиняемых» и предположить, что животные испытывают страдания в тех ситуациях, которых они стремятся избежать. Если животные на самом деле способны страдать, то это, по всей вероятности, происходит в ответ на воздействие таких обстоятельств, которые являлись для них в функциональном плане невыгодными. В общем и целом можно ожидать, что в процессе эволюции животные оказались сформированными таким образом, чтобы выбирать ситуации, приводящие к возрастанию их общей приспособленности, и избегать тех ситуаций, которые ведут к снижению приспособленности. По всей вероятности, следовательно, мы можем использовать поведение выбора у животных для того, чтобы определить, в каких условиях они лучше себя чувствуют.

В 1880 г. Герберт Спенсер (Spencer) предположил, что субъективное переживание удовольствия и боли развилось у животных для того, чтобы помочь им выбирать подходящие места обитания и условия жизни. Хотя хорошо известно, что у диких животных проявляются явные предпочтения по отношению к определен-

¹ Мы полагаем, что в данном случае не лишенный юмора автор имеет в виду человека. *Прим. перев.*

ным местообитаниям (Lack, 1937; Hilden, 1965; Partridge, 1978), это еще не означает, что для выбора местообитания им необходимы субъективные ощущения. Однако если смотреть на это с точки зрения эволюции, то можно ожидать, что предпочтение животными тех или иных местообитаний обеспечивает им определенное благополучие. Что касается домашних или лабораторных линий животных, то здесь связь между условиями, которые они выбирают, и их общей приспособленностью не столь резко выражена. Тем не менее если предоставить этим животным возможность выбора, то по их поведению можно, по-видимому, получить вполне разумную эмпирическую оценку степени их благополучия в данных условиях (Dawkins, 1980).

Ценность такого подхода можно проиллюстрировать следующим примером. Дело касается попыток уточнить требования, которым должны отвечать условия клеточного содержания кур-несушек. Правительством Соединенного Королевства создано комитет, который должен был определить, насколько хорошо содержатся домашние животные в животноводческих хозяйствах интенсивного типа. В своем отчете комитет рекомендовал не использовать в клеточных батареях полы, сделанные из тонкой шестигранной проволоки. Комитет считал, что стоять на таком полу курам неудобно (Brambell, 1965). Однако когда кур подвергли проверке в тесте на предпочтение между этим типом пола и полом, сделанным по рекомендации комитета из толстой прямоугольной металлической сетки, то исследователи обнаружили, что птицы предпочитают пол из тонкой шестигранной проволоки (Hughes, Black, 1973). Как показали фотографии, сделанные с нижней стороны пола, ячейки из тонкой проволоки дают больше опоры для ног курицы.

Мэриан Доукинс в многочисленных экспериментах исследовала вопрос о том, какие условия обитания предпочитают домашние птицы. В одном из экспериментов она предоставляла курам возможность выбирать между клеткой в закрытом птичнике и открытой вольерой в саду. Когда птицы добились по кори-

дору экспериментальной установки до Т-образного разветвления, они видели с одной стороны вольеру в саду, а с другой — внутренность птичника с клеточными батареями. Куры имели возможность выбрать те или иные условия. Перед тем как повторить тест, птицу в течение пяти минут держали в той обстановке, которую она выбрала. Те куры, которые до экспериментов содержались в уличной вольере, выбирали вольеру уже в самых первых тестах. Другие, которые раньше жили в клетках на птицефабрике, вначале предпочитали привычную обстановку клетки (рис. 28.2). Однако по мере многократного повторения тестов они начинали предпочитать наружную вольеру. Отсюда следует, что если незадолго до очередного эксперимента куры имели хотя бы кратковременный опыт пребывания в наружной вольере, то этого было достаточно, чтобы изменить их выбор в тесте на предпочтение (Dawkins, 1976; 1977).

Тесты на предпочтение уязвимы для критики. Дело в том, что на выбор, который делают животные, влияет целый ряд различных факторов. Так, на предпочтение тех или иных условий обитания могут влиять генетические факторы, импринтинг, степень знакомства животного с предлагаемыми условиями или память о тех условиях, в которых находилось животное в последнее время. Генетически обусловленные различия можно исследовать, тестируя разные генетические линии домашних животных (Dawkins, 1980). Ранний опыт животных может оказывать долговременное влияние на предпочтение ими тех или иных условий обитания, но если исследования проводятся на домашних животных, то это влияние можно контролировать.

При проведении экспериментов, основанных на реакции выбора, необходимо убедиться, что животные знакомы с предлагаемыми им альтернативами. Многие животные избегают новых и незнакомых ситуаций. Совершенно очевидно, что они вполне могут предпочесть тот вариант условий, который им уже знаком. Фермеры иногда говорят, что их питомцам, по-видимому, нравятся условия их содержания, потому что, если выпустить их на



Рис. 28.2. Курица в одном из экспериментов Мэриан Доукинс. Куры, которых в течение нескольких недель содержали в клеточных батареях, в тесте на предпочтение между клеткой в клеточной батарее и уличной вольерой могут вначале выбрать привычную для них клетку. (Фотография Tony Allen.)

свободу, они возвращаются обратно. Это напоминает рассуждения о том, что некоторые люди предпочитают сидеть в тюрьме, потому что после длительного заключения им трудно приспособиться к жизни на свободе. Проблема состоит в том, чтобы понять, каким образом взаимодействуют между собой степень знакомства животного с ситуацией и его жизненный опыт, полученный в самое недавнее время. В начале экспериментов выбор животного может определяться тем, в какой обстановке оно находилось в самое последнее время. Однако такое предпочтение может быть очень недолгим, как в описанном выше случае с курами, которых содержали в клеточных батареях.

Тесты на предпочтение подвергались критике еще и потому, что они не учитывали разницы между предпочтением, которое проявляется в течение короткого интервала времени, и стойким, долговременным предпочтением. Дункан (Duncan,

1977; 1978) показал, что куры предпочитают войти в гнездо-ловушку, чтобы снести яйца, даже несмотря на то, что в результате им приходится несколько часов просидеть взаперти без доступа к пище. Предпочтительное отношение к гнезду настолько сильно, что такое поведение повторяется изо дня в день. Однако оценить такого рода явления можно только с учетом имеющихся у животного альтернатив. Каким образом распределило бы животное свое время, если бы могло выбирать между различными «режимами» дня? Можно ожидать, что в дикой природе животные организуют свой ежедневный распорядок жизни наилучшим возможным образом (см. гл. 16). Однако перестройка с одного распорядка дня на другой может происходить медленно. У животных имеются как кратковременный, так и долговременный механизмы приспособления к изменениям окружающей среды, и их влияние на по-

ведение оказывается достаточно сложным. Доукинс (1980; 1982) предположила, что измерение «эластичности» поведения (см. разд. 24.6) поможет преодолеть эти трудности. Можно утверждать, что предпочтение, проявляемое животным в условиях определенного давления среды, будет давать более надежные результаты, чем выбор под влиянием праздного каприза. Домашние животные обычно не испытывают тех временных и энергетических ограничений, которые воздействуют на поведение диких животных. Поэтому нам следовало бы, быть может, создать такого рода «давление обстоятельств» при проведении наших тестов на предпочтение. Экономисты знают, что явное

предпочтение потребителя по отношению к каким-то товарам может резко измениться при изменении цен. Мы могли бы получить более четкое представление о системе предпочтений у животного, если бы построили какой-то эквивалент функции спроса (см. разд. 24.6).

Будь у нас такие данные, мы могли бы, исходя из эволюционных представлений, сделать следующее утверждение: если животное готово платить определенную цену за то, чтобы устранить отклонения от своего обычного образа жизни, то это хороший показатель его благополучия. А если не на основе таких отклонений, то как еще могло возникнуть страдание?

ДЛЯ ЗАПОМИНАНИЯ

1. Животные, по-видимому, осведомлены о своем соматическом состоянии и своем поведении, но для этого не обязательно необходимо сознание.
2. Физиологические проявления эмоций наблюдаются у многих животных, но это не означает, что животные переживают эмоции точно так же, как люди.
3. Пытаясь судить о том, испытывают ли животные страдания, мы вынуждены делать такие предположения об их психическом состоянии, которые не поддаются научной проверке.
4. Рассуждая с эволюционных позиций, мы приходим к выводу, что животные обычно знают, что для них хорошо, и руководствуются этим в ситуациях выбора.

Рекомендуемая литература

- Dawkins M. S.*, 1980. *Animal Suffering*, London, Chapman and Hall.
Gallup G. G., Jr., (1979). "Self-awareness in primates", *American Scientist*, **67**, 417–421.
Griffin D. R., 1976, 1981. *The Question of Animal Awareness*, New York, The Rockefeller University Press.

Литература

- Adler H. E. (1971). Orientation: sensory basis. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **188**, 1-408.
- Adler N. T. (1969). The effect of male's copulatory behaviour on successful pregnancy of the female rat. *J. comp. physiol. Psychol.*, **69**, 613.
- Adolph E. F., 1972. Some general concepts of physiological adaptations. In: *Physiological Adaptations*, Yousef M. K., Horvath S. M. and Bullard R. W. (eds), New York, Academic Press, pp. 1-7.
- Allison J. (1979). Demand economics and experimental psychology. *Behavioral Science*, **24**, 403-415.
- Allison J., 1983. Behavioral substitutes and complements. In: *Animal Cognition and Behavior*, Margen R. L. (ed.), North-Holland, Amsterdam.
- Amoore J. E. (1963). Stereochemical theory of olfaction. *Nature (Lond.)*, **198**, 271-272.
- Andrew R. J. (1956a). Some remarks on behaviour in conflict situations, with special reference to *Emberiza* spp. *Brit. J. anim. Behav.*, **4**, 41-45.
- Andrew R. J. (1956b). Normal and irrelevant toilet behaviour in *Emberiza* spp. *Brit. J. anim. Behav.*, **4**, 85-91.
- Andrew R. J. (1956c). Intention movements of flight in certain passerines, and their use in systematics. *Behaviour*, **10**, 179-204.
- Andrews R. J. (1963). The origins and evolution of the cells and facial expressions of the primates. *Behaviour*, **20**, 1-109.
- Anthoney T. R. (1968). The ontogeny of greeting, grooming and sexual motor patterns in captive baboons. *Behaviour*, **31**, 358-372.
- Argyle M., 1972. Non-verbal communication in human social interaction. In: *Non-verbal Communication*, Hind R. A. (ed.), Cambridge, Cambridge University Press.
- Armstrong E. A., 1947. Courtship and Display amongst Birds, London, Lindsay Drummond.
- Aschoff J. (1960). Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. *Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol.*, **25**, 11-28.
- Aschoff J. (1965). Circadian rhythms in man. *Science*, **148**, 1427-1432.
- Assem J. van den (1967). Territory in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Behaviour Suppl.*, **16**, 1-164.
- Avery O. T., Macleod C. M., McCarty M. (1944). Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. *J. exp. Med.*, **79**, 137-158.
- Baerends G. P. (1941). Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris*. *Jur. Tijdschr. Ent.*, **84**, 68-275.
- Baerends G. P. (1950). Specialisations in organs and movements with a releasing function. *Symp. soc. exp. Biol.* IV, 337-360.
- Baerends G. P., 1975. An evaluation of the conflict hypothesis as an explanatory principle for the evolution of displays. In: *Function and Evolution in Behaviour*, Baerends G. P., Beer C. and Manning A. (eds.), Clarendon Press, Oxford.
- Baerends G. P., Brouwer R., Waterbolk H. Tj. (1955). Ethological studies on *Lebistes reticulatus* (Peters), I: An analysis of the male courtship pattern. *Behaviour*, **8**, 249-334.
- Baerends G. P., Drent R. H. (1970). The herring gull and its egg. Part I. *Behaviour Suppl.* XVIII, 265-310.
- Baerends G. P., Drent R. H. (1982). The herring gull and its egg. Part II. *Behaviour*, **82**, 1-416.
- Baerends G. P., Kruijt J. P., 1973. Stimulus selection. In: *Constraints on learning: Limitations and Predispositions*, Hinde R. A. and Stevenson-Hinde J. (eds.), London, Academic Press, pp. 23-50.
- Baker A. G., Mackintosh N. J. (1977). Excitatory and inhibitory conditioning following uncorrelated presentations of the CS and US. *Animal Learning and Behaviour*, **5**, 315-319.
- Baker P. T., Weiner J., 1966. *Biology of Human Adaptability*, New York, Oxford University Press.
- Baker R. R., 1981. Man and other vertebrates: a common perspective to migration and navigation. In: *Animal Migration*, Aidley D. J. (ed.), Cambridge, Cambridge University Press.
- Baldwin E., 1948. *An Introduction to Comparative Biochemistry* (3rd edition), Cambridge, Cambridge University Press.
- Barnard C. J. (1980). Flock feeding and time budgets in the house sparrow *Passer domesticus* L. *Anim.*

- Behav., **28**, 295–309.
- Barnard C. J., Sibly R. M. (1981). Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows, *Anim. Behav.*, **29**, 543–550.
- Barrington E. J. W., 1968. *The Chemical Basis of Physiological Regulation*, Glenview, Illinois, Scott, Foresman and Company.
- Bastock M. (1956). A gene mutation which changes a behaviour pattern, *Evolution* **10**, 421–439.
- Bastock M., Morris D., Moynihan M. (1953). Some comments on conflict and thwarting in animals, *Behaviour*, **6**, 66–84.
- Bateson P. P. G. (1964). An effect of imprinting on the perceptual development of domestic chicks, *Nature (London)*, **202**, 421–422.
- Bateson P. P. G. (1966). The characteristics and context of imprinting, *Biol. Rev.* **41**, 177–220.
- Bateson P. P. G., 1973. Internal influences on early learning in birds. In: *Constraints on Learning*, Hinde R. A. and Hinde-Stevenson J. (eds.), London, Academic Press, pp. 101–116.
- Bateson P. P. G., 1978. Early experience and sexual preferences. In: *Biological Determinants of Sexual Behaviour*, Hutchison J. B. (ed.), London, Wiley, pp. 29–53.
- Bateson P. P. G. (1979). How do sensitive periods arise and what are they for? *Anim. Behav.*, **27**, 470–486.
- Bateson P. P. G. (1980). Optimal outbreeding and the development of sexual preferences in Japanese quail, *Z. Tierpsychol.*, **53**, 231–244.
- Bateson P. P. G., Lotwick W., Scott D. K. (1980). Similarities between the faces of parents and offspring in Bewick's swans and the differences between mates, *J. Zool. (London)*, **191**, 61–74.
- Bateson P. P. G., Reese E. P. (1969). The reinforcing properties of conspicuous stimuli in the imprinting situation, *Anim. Behav.*, **17**, 692–699.
- Bateson P. P. G., Wainwright A. A. P. (1972). The effects of prior exposure to light on the imprinting process in domestic chicks. *Behaviour*, **42**, 279–290.
- Beer C. G., 1970. Individual recognition of voice in the social behavior of birds. In: *Advances in the Study of Behavior*, Lehrman D. S., Hinde R. and Shaw E. (eds.), New York, Academic Press.
- Békésy G. von (1952). Mechanics of hearing, *Nature (London)*, **169**, 241–242.
- Békésy G. von, 1960. *Experiments on Hearing*, New York, McGraw-Hill.
- Bekhterev V. M., 1913. *La psychologie objective*, Paris, Alcan.
- Beninger R. J., Kendall S. B., Vanderwolf C. H. (1974). The ability of rats to discriminate their own behaviors, *Can. J. Psychol.*, **28**, 79–91.
- Bentley D. R. (1971). Genetic control of an insect network, *Science*, **174**, 1139–1141.
- Bentley D. R., Hoy R. R. (1972). Genetic control of the neuronal network generating cricket (*Teleogryllus gryllus*) song patterns, *Anim. Behav.*, **20**, 478–492.
- Bergman G. (1965). Der sexuelle Grössendimorphismus der Anatiden als Anpassung an das Höhlenbrüten, *Commentationes Biologicae, Soc. Sci. Fenn.*, **28**, 1–10.
- Bernard C., 1859. *Leçons sur les propriétés physiologiques et les altérations pathologiques des liquides de l'organisme*, Paris, Baillière.
- Bernstein J. I., 1970. Anatomy and physiology of the central nervous system. In: *Fish Physiology*, Hoar W. S. and Randall D. J. (eds.), Vol. 4, New York, Academic Press, pp. 1–90.
- Berthold P. (1973). Relationship between migratory restlessness and migration distance in six *Sylvia* species, *Zool. Jb. Syst.*, **115**, 594–599.
- Berthold P., 1974. Circannual rhythms in birds with different migratory habits. In: *Circannual Clocks*, Pengelley E. T. (ed.), New York, Academic Press.
- Bertram B. C. R. (1979). Ostriches recognise their own eggs and discard others, *Nature (London)*, **279**, 233–234.
- Bertram B. C. R. (1980). Vigilance and group size in ostriches, *Anim. Behav.*, **28**, 278–286.
- Biederman G. B., D'Amato M. R., Keller D. M. (1964). Facilitation of discriminated avoidance learning by dissociation of CS and manipulum, *Psychon. Sci.*, **1**, 229–230.
- Bischof N., 1975. Comparative ethology of incest avoidance. In: *Biosocial Anthropology*, Fox R. (ed.), New York, Malaby Press, pp. 37–67.
- Black R. (1971). Hatching success in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in relation to changes in behaviour during the parental phase, *Anim. Behav.*, **19**, 532–541.
- Blakemore R. P. (1975). Magnetic bacteria, *Science*, **190**, 377–379.
- Blest A. D. (1957). The evolution of protective displays in the Saturniidae and Sphingidae (Lepidoptera), *Behaviour*, **11**, 257–309.
- Blest A. D., 1961. The concept of ritualization. In: *Current Problems in Animal Behaviour*, Thorpe W. H. and Zangwill O. L. (eds.), London, Cambridge University Press.
- Bligh J., 1976. Reproduction. In: *Environmental Physiology of Animals*, Bligh J., Cloudsley Thompson J. L. and Macdonald A. G. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Blough D. S. (1955). Method for tracing dark adaptation in the pigeon, *Science*, **121**, 703–704.
- Blurton Jones N. G. (1968). Observations and experiments on the causations of threat displays of the great tit (*Parus major*). *Anim. Behav. Monogr.*, **1**, 2.
- Blurton Jones N. G. (ed.), 1972. *Ethological Studies of Child Behaviour*. New York, Cambridge University Press.
- Blurton Jones N. G., Sibly R. M., 1978. Testing

- adaptiveness of culturally determined behaviour: do Bushman women maximize their reproductive success by spacing births widely and foraging seldom? In: *Human Behaviour and Adaptation*, Reynolds V. and Blurton Jones N. (eds.), London, Taylor and Francis.
- Bodmer W. F., Cavalli-Sforza L. L., 1976. *Genetics, Evolution and Man*, New York, W. H. Freeman.
- Boeuf Le B. J. (1974). Male-male competition and reproductive success in elephant seals, *Amer. Zool.*, **14**, 163–176.
- Bolles R. C., 1967. *Theory of Motivation*, New York, Harper and Row.
- Bolles R. C. (1970). Species-species defense reactions and avoidance learning, *Psychol. Rev.*, **77**, 32–48.
- Bonner J. T., 1980. *The Evolution of Culture in Animals*, New Jersey, Princeton University Press.
- Bookman M. A., 1978. Sensitivity of the homing pigeon to an earth-strength magnetic field. In: *Animal Migration, Navigation and Homing*, Schmidt-Koenig K. and Keeton W. T. (eds.), *Proceedings in Life Sciences*, Berlin, Springer Verlag, pp. 127–134.
- Booth D. A. (ed.), 1978. *Hunger Models: Computable Theory of Feeding Control*, London, Academic Press.
- Brambell F. W. R., 1965, (Chairman). Report of the Technical Committee to Enquire into the Welfare of Animals kept under Intensive Livestock Husbandry Systems, Cmd 2836, H. M. S. O., London.
- Braun H. W., Geiselhart R. (1959). Age differences in the acquisition and extinction of the conditioned eyelid response, *J. exp. Psychol.*, **57**, 386–388.
- Breland K., Breland M. (1961). The misbehavior of organisms, *Amer. Psychol.*, **16**, 661–664.
- Brockmann H. J., Jane, Barnard C. J. (1979). Kleptoparasitism in birds, *Anim. Behav.*, **27**, 487–514.
- Brockmann H. J., Dawkins R. (1979). Joint nesting in a digger wasp as an evolutionarily stable preadaptation to social life, *Behaviour*, **71**, 203–245.
- Brockmann H. J., Grafen A., Dawkins R. (1979). Evolutionarily stable nesting strategy in a digger wasp, *J. theor. Biol.*, **77**, 473–496.
- Brogden W. J. (1939). Sensory pre-conditioning, *J. exp. Psychol.*, **25**, 323–332.
- Brogden W. J., Lipman E. A., Cullen E. (1938). The role of incentive in conditioning and extinction, *Amer. J. Psychol.*, **51**, 109–117.
- Brower J. V. (1958). Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. I. The Monarch, *Danaus plexippus*, and Viceroy, *Limenitis archippus*, *Evolution*, **12**, 32–47.
- Brower L. P. (1969). Ecological chemistry, *Scientific American*, **220** (Feb.), 22–29, Offprint.
- Brown J. L. (1970). Cooperative breeding and altruistic behaviour in the Mexican jay, *Aphelocoma ultramarina*, *Anim. Behav.*, **18**, 366–378.
- Brown J. L. (1974). Alternative routes to sociality in jays – with a theory for the evolution of altruism and communal breeding, *Amer. Zool.*, **14**, 61–78.
- Brown J. L., 1975. *The evolution of Behavior*, New York, W. W. Norton.
- Brown P. L., Jenkins H. M. (1968). Auto-shaping of the pigeon's key-peck, *J. exp. anim. Behav.*, **11**, 1–8.
- Brown R. E., McFarland D. J. (1979). Interaction of hunger and sexual motivation in the male rat: a time-sharing approach, *Anim. Behav.*, **27**, 887–896.
- Brown R. G. B. (1962). The aggressive and distraction behaviour of the western sandpiper *Ereunetes mauri*, *Ibis*, **104**, 1–12.
- Brun R., 1914. Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im Allgemeinen, Jena, 242 pp.
- Budgell P. (1970a). Modulation of drinking by ambient temperature changes, *Anim. Behav.*, **18**, 753–757.
- Budgell P. (1970b). The effect of changes in ambient temperature on water intake and evaporative water loss, *Psychonomic Sci.*, **20**, 275–276.
- Bullock T. H., 1977. *Introduction to Nervous Systems*, New York, W. H. Freeman.
- Bunning E., 1967. *The Physiological Clock*, New York, Springer Verlag.
- Burghardt G. M., 1970. Chemical perception in reptiles. In: *Communication by Chemical Signals*, Johnson J. W., Moulton D. G. and Turk A. (eds.), New York, Appleton-Century-Crofts.
- Burghardt G. M. (1975). Chemical preference polymorphism in newborn garter snakes *Thamnophis sirtalis*, *Behaviour*, **52**, 202–225.
- Burrows M., Horridge G. A. (1974). The organisation of inputs to motoneurons of the locust metathoracic leg, *Phil. Trans. R. Soc. B.*, **269**, 49–94.
- Bykov K. M., 1957. *The Cerebral Cortex and the Internal Organs*, New York, Chemical Publishing Co.
- Cade T. J., Dybas J. A. (1962). Water economy of the budgerigar, *Auk*, **79**, 345–364.
- Cade W., 1979. The evolution of alternative male reproductive strategies in field crickets. In: *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*, Blum M. and Blum N. A. (eds.), London, Academic Press, pp. 343–379.
- Cain A. J., 1964. The perfection of animals. In: *Viewpoints in Biology*, Vol. 3, Carthy J. D. and Duddington C. L. (eds.), London, Butterworth, pp. 36–63.
- Campbell C., 1969. Development of specific preferences in thiamine-deficient rats: evidence against mediation by aftertastes. Unpublished master's thesis, Library of the University of Illinois at Chicago Circle.
- Cannon W. B. (1927). The James-Lange theory of

- emotions: a critical examination and an alternative theory, *Amer. J. Psychol.*, **39**, 106–124.
- Cannon W. B., 1932. *The Wisdom of the Body*, London, Kegan Paul.
- Capretta P. J. (1961). An experimental modification of food preferences in chickens, *J. comp. physiol. Psychol.*, **54**, 238–242.
- Caspari E., 1972. Sexual Selection in Human Evolution. In: *Sexual Selection and the Descent of Man*, Campbell B. (ed.), London, Heinemann.
- Cavalli-Sforza L. L., 1967. Genetic drift in an Italian population, *Scientific American*, August 1967.
- Cavalli-Sforza L. L., Bodmer W. F., 1971. *The Genetics of Human Populations*, New York, W. H. Freeman.
- Cavalli-Sforza L. L., Feldman M. W. (1974). Cultural versus biological inheritance: phenotypic transmission from parent to children (a theory of the effect of parental phenotypes on children's phenotype), *Amer. J. Human Genetics*, **25**, 618–637.
- Chagnon N. A., Neel J. V., Weitkamp L., Gershowitz H., Ayres M. (1970). The influence of cultural factors on the demography and pattern of gene flow from the Makiritare to the Yanomama Indians, *Amer. J. Phys. Anthropol.*, **32**, 339–350.
- Chance M. R. A. (1960). Köler's chimpanzees – how did they perform? *Man*, **60**, 130–135.
- Cherniak C. (1981). Minimal rationality, *Mind*, **XC**, 161–177.
- Chitty D., 1954. *Control of Rats and Mice*, Vol. 2. Rats, Oxford, Oxford University Press.
- Chomsky N., 1972. *Language and Mind*, New York, Harcourt Brace Jovanovich.
- Church R. M. (1963). The varied effects of punishment on behavior, *Psychol. Rev.*, **70**, 369–402.
- Church R. M., 1969. Response suppression. In: *Punishment and Aversive Behaviour*, Campbell B. A. and Church R. M. (eds.), New York, Appleton-Century-Crofts, pp. 111–156.
- Church R. M., 1978. The internal clock. In: *Cognitive Processes in Animal Behaviour*, Hulse S. H., Fowler H. and Honig W. K. (eds.), Hillsdale, New Jersey, Lawrence Erlbaum Associates.
- Cloudsley-Thompson J. L., 1980. *Biological Clocks*, London, Weidenfeld and Nicolson.
- Clutton-Brock T. H., Albon S. D. (1979). The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement, *Behaviour*, **69**, 145–170.
- Clutton-Brock T. H., Harvey P. H. (1977). Primate ecology and social organisation, *J. Zool. (London)*, **183**, 1–39.
- Clutton-Brock T. H., Harvey P. H. (1979). *Proc. R. Soc. Lond. B*, **205**, 547–565.
- Cohen S., 1979. The temporal organisation of courtship behaviour in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, D. Phil. thesis, University of Oxford.
- Cohen S., McFarland D. J. (1979). Time-sharing as a mechanism for the control of behaviour sequences during the courtship of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*), *Anim. Behav.*, **27**, 270–283.
- Coon C. S., 1962. *The Origin of Races*, New York, Alfred A. Knopf.
- Cooper L. A., 1982. Internal representation. In: *Animal Mind Human Mind*, Griffin D. R. (ed.), Berlin, Springer Verlag.
- Cooper L. A., Shepard R. N. (1973). The time required to prepare for a rotated stimulus, *Mem. Cognit.*, **1**, 246–250.
- Cooper R. M., Zubek J. P. (1958). Effects of enriched and restricted early environments on the learning ability of bright and dull rats, *Can. J. Psychol.*, **12**, 159–164.
- Coppinger R. P. (1969). The effect of experience and novelty on avian feeding behaviour with reference to the evolution of warning coloration in butterflies. Part I: Reactions of wild caught adult blue jays to novel insects, *Behaviour*, **35**, 45–60.
- Coppinger R. P. (1970). The effect of experience and novelty on avian feeding behavior with reference to the evolution of warning coloration in butterflies. II: Reactions of naive birds to novel insects, *Amer. Natur.*, **104**, 323–335.
- Cox C. R., Le Boeuf B. J. (1977). Female incitation of male competition: a mechanism of mate selection, *Amer. Natur.*, **111**, 317–335.
- Croft D. B., 1975. The effect of photoperiod length on the diurnal activity of canaries. Unpublished Ph. D. thesis, University of Cambridge.
- Croghan P. C., 1976. Ionic and osmotic regulation of aquatic animals. In: *Environmental Physiology of Animals*, Bligh J., Cloudsley-Thompson J. L. and Macdonald A. G. (eds.), Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Crook J. H. (1964). The evolution of social organisation and visual communication in the weaverbirds (Ploceidae), *Behaviour Suppl.*, **10**, 1–178.
- Crook J. H., 1972. Sexual selection, dimorphism, and social organisation in the primates. In: *Sexual Selection and the Descent of Man 1871–1971*, Campbell B. (ed.), Chicago, Aldine, pp. 231–281.
- Crook J. H., 1980. *The Evolution of Human Consciousness*, New York, Oxford University Press.
- Crook J. H., Cartlan J. S. (1966). Evolution of primate societies, *Nature (London)*, **210**, 1200–1203.
- Croze H. J. (1970). Searching image in carrion crows, *Z. Tierpsychol. Beiheft*, **5**, 86.
- Cullen E. (1957). Adaptations in the kittiwake to cliff-nesting, *J. comp. Psychol.*, **99**, 275–302.
- Curio E. (1975). The functional organisation of antipredator behaviour in the pied flycatcher: a study of avian visual perception, *Anim. Behav.*, **23**, 1–115.
- Daan S., 1981. Adaptive daily strategies in behavior. In: *Handbook of Behavioral Neurobiology*, Vol. 4: *Biological Rhythms*, Aschoff J. (ed.), New York, Plenum Press.

- Duanje A. (1950). On locomotory movements in birds and the intention movements derived from them, *Behaviour*, **3**, 48-98.
- Daly M., Wilson M., 1978. *Sex, Evolution and Behavior*, Massachusetts, North Scituate, Duxbury Press.
- Dampier W., 1929. *History of Science*, London, Cambridge University Press.
- Darwin C., 1841. *The Zoology of the Voyage of H.M.S. "Beagle"*, Pt. III: Birds, by J. Gould. Notice of their habits and ranges, by Charles Darwin, pp. 98-106.
- Darwin C., 1859. *On the Origin of Species by Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, London, John Murray.
- Darwin C., 1868. *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, London.
- Darwin C., 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, London, John Murray.
- Darwin C., 1872. *The Expression of the Emotions in Man and the Animals*, London, John Murray.
- Davenport D., Norris K.S. (1958). Observations on the symbiosis of the sea anemone *Stoichactis* and the pomacentrid fish, *Amphiprion percula*, *Biol. Bull. Woods Hole*, **115** (3), 397-410.
- Davies N.B., 1978. Ecological questions about territorial behaviour. In: *Behavioural Ecology*, Krebs J.R. and Davies N.B. (eds.), Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Davies N.B., Halliday T.R. (1977). Optimal mate selection in the toad *Bufo bufo*, *Nature* (London), **269**, 56-58.
- Davis J.D., 1980. Homeostasis and behaviour. In: *Analysis of Motivational Processes*, Toates F.M. and Halliday T.R. (eds.), London, Academic Press.
- Davis J.M., 1973. Imitation: a review and critique. In: *Perspectives in Ethology*, Bateson P.P.G. and Klopfer P.H. (eds.), New York, Plenum Press.
- Davis J.M. (1975). Socially induced flight reactions in pigeons, *Anim. Behav.*, **23**, 597-601.
- Davis W.J., Mpitsos E.J., Pineo J.M. (1974). The behavioral hierarchy of the mollusk *Pleurobranchaea*: I. The dominant position of feeding behavior, *J. comp. Physiol.*, **90**, 207-224. II. Hormonal suppression of feeding associated with egg laying. *Ibid.* 225-243.
- Dawkins M. (1971a). Perceptual changes in chicks: another look at the "search image" concept, *Anim. Behav.*, **19**, 566-574.
- Dawkins M. (1971b). Shifts of "attention" in chicks during feeding, *Anim. Behav.*, **19**, 575-582.
- Dawkins M. (1976). Towards an objective method of assessing welfare in domestic fowl, *Applied animal Ethology*, **2**, 245.
- Dawkins M. (1977). Do hens suffer in battery cages? Environmental preference and welfare, *Anim. Behav.*, **25**, 1034.
- Dawkins M., 1980. *Animal Suffering*, London, Chapman and Hall.
- Dawkins M., Dawkins R., 1974. Some descriptive and explanatory stochastic models of decision making. In: *Motivational Control Systems Analysis*, McFarland D.J. (ed.), London, Academic Press.
- Dawkins R., 1976. *The Selfish Gene*, Oxford, Oxford University Press.
- Dawkins R. (1978). Replicator selection and the extended phenotype, *Z. Tierpsychol.*, **47**, 61-76.
- Dawkins R. (1979). Twelve misunderstandings of kin selection, *Z. Tierpsychol.*, **51**, 184-200.
- Dawkins R., 1980. Good strategy or evolutionarily stable strategy? In: *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture?*, Barlow G.W. and Silverberg J. (eds.), Boulder, Colorado, Westview Press, pp. 331-367.
- Dawkins R., 1982. *The Extended Phenotype*, Oxford, W.H. Freeman.
- Dawkins R., Brockmann H.J. (1980). Do digger wasps commit the Concorde fallacy? *Anim. Behav.*, **28**, 892-896.
- Dawkins R., Carlisle T.R. (1976). Parental investment, mate desertion and a fallacy, *Nature* (London), **262**, 131-133.
- Dawkins R., Krebs J.R., 1978. Animal signals: information or manipulation? In: *Behavioral Ecology*, Krebs J.R. and Davies N.B. (eds.), Oxford, Blackwell Scientific Publications, pp. 282-309.
- Delius J.D., Emmerton J., 1978. Sensory mechanisms related to homing in pigeons. In: *Animal Migration, Navigation and Homing*, Schmidt-Koenig K. and Keeton W.T. (eds.), (Proceedings in Life Sciences), Berlin, Springer Verlag, pp. 35-41.
- Delius J.D., Perchard R.J., Emmerton J. (1976). Polarized light discrimination by pigeons and an electroretinographic correlate, *J. comp. physiol. Psychol.*, **90**, 560-571.
- Delius J.D., Vollrath F.W. (1973). Rotation compensation reflexes independent of the labyrinth: neurosensory correlates in pigeons, *J. comp. Physiol.*, **83**, 123-134.
- Denenberg V.H. (1962). An attempt to isolate critical periods of development in the rat, *J. comp. physiol. Psychol.*, **55**, 813-815.
- Dennett D.C., 1978. *Brain Storms: Philosophical Essays on Mind and Psychology*, Vermont, Bradford Books, Montgomery; 1979. Brighton, UK, Harvest Press.
- Dennett D.C. (1983). Intentional systems in cognitive ethology: the "Panglossian paradigm" defended. *The Behavioral and Brain Sciences*, **6**, 343-390.
- Denton E.J., Warren F.J. (1957). The photosensitive pigments in the retinae of deepsea fish, *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **36**, 651-662.
- Dickinson A., 1980. *Contemporary Animal Learning*

- Theory, Cambridge, Cambridge University Press.
- Dobbing J.*, 1976. Vulnerable period in brain growth and somatic growth. In: *The Biology of Human Growth*, Roberts D.F. and Thompson A.M. (eds.), London, Taylor and Francis.
- Dobzhansky Th.*, 1964. *The Heredity and the Nature of Man*, New York, Harcourt, Brace and World.
- Dobzhansky Th.*, 1972. Genetics and the races of Man. In: *Sexual Selection and the Descent of Man*, Campbell B. (ed.), London, Heinemann.
- Domjan M., Wilson N.E.* (1972). Contribution of ingestive behaviours to taste-aversion learning in the rat, *J. comp. physiol. Psychol.*, **80**, 403–412.
- Dorst J., Dandelot P.*, 1970. *A Field Guide to the Large Mammals of Africa*, Boston, Houghton Mifflin.
- Doty R.W.*, 1968. Neural organisation of deglutition. In: *Handbook of Physiology Alimentary canal, IV*, Heidel W. (ed.), Washington, American Physiological Society.
- Dowling J.E., Boycott B.B.* (1966). Organisation of the primate retina: electron microscopy, *Proc. R. Soc. Lond. B.*, **166**, 80–111.
- Drent R.H.* (1970). Functional Aspects of incubation in the herring gull. In: "The herring gull and its egg", Part I, Baerends G.P. and Drent R.H. (eds.), *Behaviour*, **82**, 1–132.
- Duke-Elder S.*, 1958. *System of ophthalmology I: The eye in evolution*, London, Henry Kimpton.
- Duncan I.J.* (1977). Behavioural wisdom lost, *Applied animal Ethology*, **3**, 193.
- Duncan I.J.* (1978). The interpretation of preference tests in animal behaviour, *Applied animal Ethology*, **4**, 197.
- Edmunds M.*, 1974. *Defence in Animals*, Essex, Longman, Harlow.
- Edwards W.* (1954). The theory of decision making, *Psychol. Bull.*, Vol. 51, **4**, 380–417.
- Edwards W.* (1961). Behavioural decision theory, *Ann. Rev. Psychol.*, **12**, 473–498.
- Ehrman L., Parsons P.A.*, 1976. *The Genetics of Behavior*, Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates.
- Eibl-Eibesfeldt I.*, 1967. Concepts of ethology and their significance in the study of human behaviour. In: *Early Behavior: Comparative and Developmental Approaches*, Stevenson H.W. (ed.), New York, Wiley.
- Eibl-Eibesfeldt I.*, 1970. *Ethology: The Biology of Behavior*, New York, Holt Rinehard and Winston.
- Eibl-Eibesfeldt I.*, 1972. Similarities and differences between cultures in expressive movements. In: *Non-Verbal Communication*, Hinde R.A. (ed.), London, Cambridge University Press.
- Ekman P.*, 1971. Universals and cultural differences in facial expressions of emotion. *Nebr. Symp. Motiv.*, 207–284.
- Ekman P., Friesen W.V.* (1969). The repertoire of nonverbal behavior: categories, origins, usage and coding, *Semiotica*, **1**, 49–98.
- Elgar M.A., Catterall C.P.* (1981). Flocking and predator surveillance in house sparrows: test of a hypothesis, *Anim. Behav.*, **29**, 868–872.
- Emlen S.T.* (1967). Migratory orientation in the indigo bunting, *Passerina cyanea*. Part I: The evidence for use of celestial cues, *Auk.*, **84**, 309–342; Part II: Mechanisms of celestial orientation, *Auk.*, **84**, 463–489.
- Emlen S.T.*, 1972. The ontogenetic development of orientation capabilities. In: *Animal Orientation and Navigation*, Galler S.R., Schmidt-Koenig K., Jacobs G.J., Belleville R.E. (eds.), Washington, D.C., NASA SP-262 US Govt. Printing Office, p. 191–210.
- Emlen S.T.*, 1978. The evolution of cooperative breeding in birds. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, Krebs J.R., Davies N.B. (eds.), Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Emlen S.T., Emlen J.T.* (1966). A technique for recording migratory orientation of captive birds, *Auk.*, **83**, 361–367.
- Estes W.K.* (1944). An experimental study of punishment, *Psychol. Monogr.*, **57**, N 263, **40**, **98**, 109–112.
- Etienné A.S.* (1969). Analyse der schlagauslösenden Bewegungsparameter einer punktförmigen Beuteattrappe bei der Aeschnalarve, *Z. vergl. Physiol.*, **64**, 71–110.
- Evans S.M.* (1966). Non-associative avoidance learning in Nereid polychaetes, *Anim. Behav.*, **14**, 102–106.
- Evarts E.V.J.* (1968). Motorneuron firing in pyramidal tract correlated with movement, *Neurophysiol.*, **31**, 14–27.
- Ewert J.P.*, 1980. *Neuroethology*, Heidelberg, Springer Verlag.
- Ewert J.P., Burghagen H.* (1979). Ontogenetic aspects of visual "size-constancy" phenomena in the midwife toad (*Alytes obstetricans* (Laur)), *Brain Behaviour and Evolution*, **16**, 99–112.
- Ewert J.P., Hock F.* (1972). Movement sensitive neurons in the toad's retina, *Expl. Brain Res.*, **16**, 41–59.
- Falconer D.S.*, 1960. *Introduction to Quantitative Genetics*, Edinburgh, Oliver and Boyd.
- Fincke O.M.* (1982). Lifetime mating success in a natural population of the damselfly, *Enallagma hageni* (Walsh) (Odonata: Coenagrionidae), *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **10**, 293–302.
- Fischer H.* (1965). Das Triumphgeschrei der Graugans (*Anser anser*), *Z. Tierpsychol.*, **22**, 247–304.
- Fisher R.A.* (1918). The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance, *Trans. R. Soc. Edin.*, **52**, 399–433.
- Fisher R.A.*, 1930. *The genetical theory of natural*

- selection (2nd edition, 1958), Oxford, Oxford University Press.
- Fitzsimons J. T.*, 1971. The physiology of thirst: a review of the extraneural aspects of the mechanisms of drinking. In: *Progress in Physiological Psychology*, Stellar E., Sprague J. M. (eds.), New York, Academic Press, Vol. 4, pp. 119-201.
- Fitzsimons J. T.* (1976). The physiological basis of thirst, *Kidney International*, **10**, 3-11.
- Fitzsimons J. T., Le Magnen J.* (1969). Eating as a regulatory control of drinking in the rat, *J. comp. physiol. Psychol.*, **67**, 273-283.
- Follett B. K.* (1973). Circadian rhythms and photoperiodic time measurement in birds, *J. reprod. Fert., Suppl.*, **19**, 5-18.
- Ford E. B., Huxley J. S.* (1927). Mendelian genes and rates of development in *Gammarus chevreuxi*, *Brit. J. exp. Biol.*, **5**, 112-133.
- Foree D. D., LoLordo V. M.* (1973). Attention in the pigeon: the differential effects of food-getting versus shock-avoidance procedures, *J. comp. physiol. Psychol.*, **85**, 551-558.
- Fouts R. S.*, 1975. Capacities for language in great apes. In: *Socioecology and Psychology of Primates*, Tuttle R. H. (ed.), The Hague, Mouton, p. 371-390.
- Fouts R. S., Chown B., Goodwin L.* (1976). Transfer of signed responses in American sign language from vocal English stimuli to physical object stimuli by a chimpanzee (*Pan troglodytes*), *Learn. and Motiv.*, **7**, 458-475.
- Fox R.*, 1972. Alliance and constraint: sexual selection in the evolution of human kinship systems. In: *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971*, Campbell B. (ed.), London, Heinemann.
- Fraenkel G. S., Gunn D. L.*, 1940. *The Orientation of Animals*, Oxford, Clarendon Press (New York, Dover Books, 1961).
- Freud S.*, 1915. *Instincts and their vicissitudes*, Coll. Papers, London, Hogarth Press, Vol. IV.
- Frisch K. von*, 1967. *The Dance Language and Orientation of Bees* (translated by Chadwick L. E.), Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press.
- Frisch K. von, Lindauer M.* (1954). Himmels und Erde in Konkurrenz bei der Orientierung der Bienen, *Naturwissenschaften*, **41**, 245-253.
- Fry F. E. J., Hochachka P. W.*, 1970. Fish. In: *Comparative Physiology of Thermoregulation*, Whitton G. C. (ed.), New York, Academic Press, Vol. 1, pp. 79-134.
- Fuller J. L., Thompson W. R.*, 1960. *Behaviour genetics*, New York, Wiley.
- Futuyma D. J.*, 1979. *Evolutionary Biology*, Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates.
- Gallagher J. E.* (1977). Sexual imprinting: a sensitive period in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*), *J. comp. physiol. Psychol.*, **91**, 72-78.
- Gallup G. G., Jr.* (1977). Self-recognition in primates. A comparative approach to the bidirectional properties of consciousness, *Amer. Psychol.*, **32**, 329-338.
- Gallup G. G., Jr.* (1979). Self-awareness in primates, *Amer. Sci.*, **67**, 417-421.
- Galton F.*, 1869. *Hereditary Genius: An Inquiry into its Laws and Consequences*, London, Macmillan.
- Galton F.*, 1883. *Inquiries into Human Faculty and its Development*, London, Macmillan.
- Gandolfi G., Mainardi D., Rossi A. C.* (1968). La reazione di paura e lo svantaggio individuale dei pesci allarmisti (esperimenti con modelli), *Zoologia*, **102**, 8-14.
- Garcia J., Ervin F. R., Yorke C. H., Koelling R. A.* (1967). Conditioning with delayed vitamin injection, *Science*, **155**, 716-718.
- Garcia J., Kimmeldorf D. J., Hunt E. L.* (1961). The use of ionizing radiation as a motivating stimulus, *Psychol. Rev.*, **68**, 383-385.
- Garcia J., Kimmeldorf D. J., Koelling R. A.* (1955). Conditioned aversion to saccharin resulting from exposure to gamma radiation, *Science*, **122**, 157-158.
- Garcia J., Koelling R. A.* (1966). Relation of cue to consequence in avoidance learning, *Psychonomic Sci.*, **4**, 123-124.
- Garcia J., Kovner R., Green K. F.* (1970). Cue properties versus palatability of flavours in avoidance learning, *Psychonomic Sci.*, **20**, 313-314.
- Garcia J., McGowan B. K., Ervin F. R., Koelling R. A.* (1968). Cues: their effectiveness as a function of the reinforcer, *Science*, **160**, 794-795.
- Gardner B. T., Gardner R. A.* (1969). Teaching sign language to a chimpanzee, *Science*, **165**, 664-672.
- Gardner B. T., Gardner R. A.*, 1971. Two-way communication with an infant chimpanzee. In: *Behavior of Non-Human Primates*, Schrier A. M., Stollnitz F. (eds.), New York, Academic Press, Vol. IV, Chapter 3.
- Gardner B. T., Gardner R. A.* (1975). Evidence for sentence constituents in the early utterances of child and chimpanzee, *J. exp. Psychol.*, **104**, 244-267.
- Gardner R. A., Gardner B. T.* (1978). Comparative psychology and language acquisition, *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **309**, 37-76.
- Gaston A. J.*, 1976. Factors affecting the evolution of group territories of babblers (*Turdoides*) and long-tailed tits, Unpublished dissertation, Oxford University.
- Geist V.*, 1971. *Mountain Sheep: A Study in Behaviour and Evolution*, Chicago, University of Chicago Press.
- Gibson E. J., Walk R. D.* (1956). The effect of prolonged exposure to visually presented patterns on learning to discriminate them, *J. comp. physiol. Psychol.*, **49**, 239-242.
- Gibson E. J., Walk R. D., Tighe T. J.* (1959). Enhance-

- cement and deprivation of visual stimulation during rearing as factors in visual discrimination learning, *J. comp. physiol. Psychol.* **52**, 74–81.
- Glaserfeld E. von, 1977. Linguistic communication: theory and definition. In: *Language Learning by a Chimpanzee*, Rumbaugh D. (ed.), New York, Academic Press, pp. 55–71.
- Goldsmith T. H., 1972. The natural history of invertebrate visual pigments. In: *Handbook of Sensory Physiology*, Dartnall H. J. A. (ed.), Berlin, Springer Verlag, pp. 685–719.
- Goodhart C. B. (1964). A biological view of toplessness, *New Scientist*, **23**, 558–560.
- Gormezano I., 1966. Classical conditioning. In: *Experimental Methods and Instrumentation in Psychology*, Sidowski J. B. (ed.), New York, McGraw-Hill, pp. 385–420.
- Goss-Custard J. D. (1977a). Optimal foraging and size-selection of worms by redshank *Tringa totanus*, *Anim. Behav.*, **25**, 10–29.
- Goss-Custard J. D. (1977b). Predator responses and prey mortality in the redshank *Tringa totanus* (L.) and a preferred prey *Corophium volutator* (Pallas), *J. anim. Ecol.*, **46**, 21–36.
- Gottlieb G. (1961). The following-response and imprinting in wild and domestic ducklings of the same species (*Anas platyrhynchos*), *Behaviour*, **18**, 205–228.
- Gottlieb G. (1963). A naturalistic study of imprinting in wood ducklings (*Aix sponsa*), *J. comp. physiol. Psychol.*, **56**, 86–91.
- Gottlieb G., 1970. Ontogenesis of sensory function in birds and mammals. In: *Biopsychology of Development*, Tobach E. (ed.), N. Y., Academic Press.
- Gottlieb G., 1971. *Development of Species Identification in Birds*, Chicago, University of Chicago Press.
- Gould J. L. (1976). The dance language controversy, *Q. Rev. Biol.*, **57**, 211–244.
- Gould J. L. (1980). The case for magnetic-field sensitivity in birds and bees (such as it is), *American Scientist*, **68**, 256–267.
- Gould J. L., 1981. Language. In: *The Oxford Companion to Animal Behaviour*, McFarland D. J. (ed.), Oxford, Oxford University Press.
- Gould J. L., 1982. *Ethology*. New York, W. W. Norton.
- Gould J. L., Gould C. G., 1982. The insect mind: physics or metaphysics? In: *Animal Mind—Human Mind*, Griffin D. R. (ed.), Dahlem Konferenzen, Berlin, Springer Verlag.
- Gould S. J., 1978. *Ever Since Darwin*, London, Burnett Books.
- Gould S. J. (1980). Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology*, **6**, 119–130.
- Gould S. J., Eldredge N. (1977). Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered, *Paleobiology*, **3**, 115–151.
- Grafen A. (1982). How not to measure inclusive fitness, *Nature*, London, **298**, 425–426.
- Grafen A., 1984. Natural selection, kin selection and group selection. In: *Behavioural Ecology*, 2nd edition, Krebs J. R., Davies N. B. (eds.), Oxford, Blackwell Scientific publications.
- Gray J. (1950). The role of peripheral sense organs during locomotion in the vertebrates, *Symp. Soc. exp. Biol.*, **4**, 112–126.
- Green R. F. (1980). Bayesian birds: a simple example of Oaten's stochastic model of optimal foraging, *Theoretical Population Biology*, **18**, 244–256.
- Green R. F., 1983. Stopping rules for optimal foragers (Unpublished manuscript).
- Grether W. F. (1938). Pseudo-conditioning without paired stimulation encountered in attempted backward conditioning, *J. comp. Psychol.*, **25**, 91–96.
- Griffin D. R., 1958. *Listening in the Dark*, New Haven, Connecticut, Yale University Press.
- Griffin D. R., 1976. *The Question of Animal Awareness*, New York, The Rockefeller University Press.
- Griffin D. R., 1981. *The Question of Animal Awareness* (2nd edition), New York, Rockefeller University Press.
- Griffin D. R., 1982. *Animal Mind—Human Mind*, Berlin, Springer Verlag.
- Grinnell J. (1917). The niche relationships of the California thrasher, *Auk*, **21**, 364–382.
- Grohmann J. (1939). Modifikation oder Funktionsreifung? Ein Beitrag zur Klärung der wechselseitigen Beziehungen zwischen Instinktthandlung und Erfahrung, *Z. Tierpsychol.*, **25**, 132–144.
- Gross M. R., Charnov E. L. (1980). Alternative male life histories in bluegill sunfish, *Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A.*, **77**, 6937–6940.
- Grossen N. E., Kelley M. J. (1972). Species-specific behaviour and acquisition of avoidance behaviour in rats, *J. comp. Physiol. Psychol.*, **81**, 307–310.
- Guiton P. (1959). Socialisation and imprinting in brown Leghorn chicks, *Anim. Behav.*, **7**, 26–34.
- Gumma N. R., South F. E., Allen J. N. (1967). Temperature preference in golden hamsters, *Anim. Behav.*, **15**, 534–537.
- Guthrie D. M., 1980. *Neuroethology: An Introduction*, Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Gwinner E., 1971. A comparative study of circannual rhythms in warblers. In: *Biochronometry*, Menaker M. (ed.), Washington D. C., National Academy of Science, pp. 405–427.
- Gwinner E., 1972. Endogenous timing factors in birds' migration. In: *Animal Orientation and Navigation*, Galler S. R., Schmidt-Koenig K., Jacobs G. J., Belleville R. E. (eds.), Washington D. C., NASA, pp. 321–338.
- Gwinner E., Wiltshko W. (1978). Endogenously controlled changes in migratory direction of the garden warbler, *Sylvia borin*, *J. comp. Physiol.*, **125**, 267–273.

- Hailman J. P. (1965). Cliff-nesting adaptations of the Galapagos swallow-tailed gull, *Wilson Bulletin*, **77**, 346–362.
- Haldane J. B. S. (1954). Introducing Douglas Spalding, *Brit. J. anim. Behav.*, **2**, 1.
- Haldane J. B. S. (1955). Population genetics, *New Biology*, **18**, 34–51.
- Halliday T. R. (1974). The sexual behaviour of the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Urodela, Salamandridae), *J. Herpetol.*, **8**, 277–292.
- Halliday T. R. (1976). The libidinous newt. An analysis of variations in the sexual behaviour of the smooth newt, *Triturus vulgaris*, *Anim. Behav.*, **24**, 398–414.
- Halliday T. R. (1977a). The effects of experimental manipulation of breathing behaviour on the sexual behaviour of the smooth newt, *Triturus vulgaris*, *Anim. Behav.*, **25**, 39–45.
- Halliday T. R. (1977b). The courtship of European newts: an evolutionary perspective. In: *The Reproductive Biology of Amphibians*, Taylor D. H., Guttman S. I. (eds), New York, Plenum Press, pp. 85–232.
- Halliday T. R. (1978). Sexual Selection and Mate Choice. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, Krebs J. R., Davies N. B. (eds), Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Halliday T. R. (1980). *Sexual Strategy*, Oxford, Oxford University Press.
- Halliday T. R., Sweatman H. P. A. (1976). To breathe or not to breathe; the newt's problem, *Anim. Behav.*, **24**, 551–561.
- Ham R. G., Veomett M. J. (1980). *Mechanisms of Development*, Mosby, Missouri, St. Louis.
- Hamburger V. (1963). Some aspects of the embryology of behaviour, *Quart. Rev. Biol.*, **38**, 342–365.
- Hamilton W. D. (1964). The genetical theory of social behaviour (1 and 2), *J. theor. Biol.*, **7**, 1–16 and 17–32.
- Hamilton W. D. (1979). Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. In: *Several Selection and Reproductive Competition in Insects*, Blum M. S., Blum N. A. (eds), London, Academic Press.
- Harcourt A. H. (1979). Social relationships between adult male and female gorillas in the wild, *Anim. Behav.*, **27**, 325–342.
- Harlow H. F. (1949). The formation of learning sets, *Psychol. Rev.*, **56**, 51–65.
- Harris G. W., Michael R. P., Scott P. P. (1958). Neurological site of action of stilboestrol in eliciting sexual behaviour. *Ciba Foundation Symposium on the Neurological Basis of Behaviour*, London, Churchill.
- Harrison C. J. O. (1969). Helpers at the nest in Australian passerine birds, *Emu*, **69**, 30–40.
- Hart J. S. (1964). Insulative and metabolic adaptation to cold in vertebrates, *Symp. soc. exp. Biol.*, **18**, 31–48.
- Haskell P. T. (1961). *Insect Sounds*, London, Witherby.
- Hasler A. D. (1960). Homing orientation in migrating fishes, *Ergebnisse der Biologie*, **23**, 94–115.
- Hasler A. D., Schwassmann H. O. (1960). Sun orientation of fish at different latitudes, *Cold Spring Harbour Symp. quant. Biol.*, **25**, 411–429.
- Hayes K. J., Hayes C. (1952). Imitation in a home-raised chimpanzee, *J. comp. physiol. Psychol.*, **45**, 450–459.
- Hayes K. J., Nissen C. H. (1971). Higher mental functions of a home-raised chimpanzee. In: *Behaviour of Nonhuman Primates*, Schrier A. M., Stollnitz F. (eds), New York, Academic Press, Vol. 4, pp. 59–115.
- Hebb D. O. (1953). Heredity and environment in mammalian behaviour, *Brit. J. anim. Behav.*, **1**, 43–47.
- Hediger H. (1964). *Wild Animals in Captivity: an Outline of the Biology of Zoological Gardens*, New York, Dover Publications.
- Heider K. G. (1969). Attributes and categories in the study of material culture: New Guinea Dani attire, *Man*, **4**, 379–391.
- Heiligenberg W. (1976). The interaction of stimulus patterns controlling aggressiveness in the cichlid fish *Haplochromis burtoni*, *Anim. Behav.*, **24**, 452–458.
- Heiligenberg W., Kramer U., Schulz V. (1972). The angular orientation of the black eye-bar in *Haplochromis burtoni* (Cichlidae: Pisces) and its relevance to aggressivity, *Z. vergl. Physiol.*, **76**, 168–176.
- Heinrich B. (1979). *Bumblebee Economics*, Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press.
- Heinroth O. (1910). *Beiträge zur Biologie, insbesondere Psychologie und Ethologie der Anatiden*, Berlin, Verhandlungen des internationalen Ornithologenkongresses.
- Helmholtz H. von (1867). *Handbuch der physiologischen Optik*, Leipzig, voss.
- Henton W. W., Smith J. C., Tucker D. (1966). Odour discrimination in pigeons, *Science*, **153**, 1138–1139.
- Herrnstein R. J., Loveland D. H., Cable C. (1976). Natural concepts in pigeons, *J. exp. Psychol., Animal Behaviour Processes*, **2**, 285–302.
- Hess E. H. (1958). Imprinting in animals, *Scientific American*, **198**, 81–90.
- Hess E. H. (1959a). Imprinting, *Science*, **130**, 133–141.
- Hess E. H. (1959b). The conditions limiting critical age of imprinting, *J. comp. physiol. Psychol.*, **52**, 515–518.
- Hilden O. (1965). Habit selection in birds, *Ann. Zool. Fenn.*, **2**, 53–75.
- Hill K. G., Loftus-Hills J. J., Gartside D. F. (1972). Premating isolation between the Australian field crickets, *Teleogryllus commodus* and *T. oceanicus*.

- nicus, *Aust. J. Zool.*, **20**, 153-163.
- Hinde R. A. (1952). The behaviour of the great tit (*Parus major*) and some other related species, *Behaviour Suppl.*, **2**.
- Hinde R. A. (1959). Unitary drives, *Anim. Behav.*, **7**, 130-141.
- Hinde R. A. (1960). Energy models of motivation, *Sym. Soc. exp. Biol.*, **14**, 199-213.
- Hinde R. A., 1966. *Animal Behavior* (1st edition), New York, McGraw-Hill.
- Hinde R. A., 1970. *Animal Behavior* (2nd edition), New York, McGraw-Hill. [Имеется перевод: Хайнд Р. Поведение животных. М. Мир, 1975.]
- Hinde R. A., 1974. *Biological Bases of Human Social Behavior*, New York, McGraw-Hill.
- Hinde R. A., Fisher J. (1951). Further observations on the opening of milk bottles by birds, *Brit. Birds*, **44**, 393-396.
- Hirsch J. (1963). Behavior genetics and individuality understood, *Science*, **142**, 1436-1442.
- Hirsch J. (ed.), 1967. *Behavior-Genetic Analysis*, New York, McGraw-Hill.
- Hirsch J., Erlenmeyer-Kimling L., 1962. Individual differences in behavior and their genetic basis. In: *Roots of Behavior*, Bliss E. L. (ed.), New York, Harper and Row.
- Hodgkin A. L., Huxley A. F. (1945). Resting and action potentials in single nerve fibres, *J. Physiol. (Lond.)*, **104**, 176-195.
- Hodos W., 1970. Evolutionary interpretation of neural and behavioral studies of living vertebrates. In: *The Neuro-Sciences; Second Study Programm*, Schmitt F. O. (ed.), New York, Rockefeller University Press, p. 26-39.
- Hodos W., 1982. Some perspectives on the evolution of intelligence and the brain. In: *Animal Mind - Human Mind*, Griffin D. R. (ed.), Berlin, Springer Verlag.
- Hodos W., Campbell C. B. G. (1969). Scala Naturae: Why there is no theory in comparative psychology, *Psychol. Rev.*, **76**, 337-350.
- Hoffman H. S., Searle J. L., Toffrey S., Kozma F., Jr. (1966). Behavioral control by an imprinted stimulus, *J. exp. Anal. Behav.*, **9**, 177-189.
- Hoffman K. (1954). Versuche zu der im Richtungsfinden der Vögel enthaltenen Zeitschätzung, *Z. Tierpsychol.*, **11**, 453-475.
- Hogan J. A., 1980. Homeostasis and Behaviour. In: *Analysis of Motivational Processes*, Toates F. M., Halliday T. R. (eds.), London, Academic Press.
- Hogan J. A., Kkeist S., Hutchings C. S. L. (1970). Display and food as reinforcers in the Siamese fighting fish (*Betta splendens*), *J. comp. physiol. Psychol.*, **70**, 351-357.
- Holland P. C. (1977). Conditioned stimulus as a determinant of the form of the Pavlovian conditioned response, *J. exp. Psychol.: Animal Behaviour Processes*, **3**, 77-104.
- Holland P. C., Straub J. J. (1979). Differential effects of two ways of devaluing the unconditioned stimulus after Pavlovian appetitive conditioning, *J. Exp. Psychol.: Animal Behaviour Processes*, **5**, 65-78.
- Hollard V. D., Delius J. D. (1983). Rotational invariance in visual pattern recognition by pigeons and humans, *Science*, **218**, 804-806.
- Holloway R. L. (1976). Paleoneurological evidence for language origins, *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **280**, 330-348.
- Holloway R. L. (1981). Exploring the dorsal surface of hominoid brain endocasts by stereoplotter and discriminant analysis, *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, **292**, 155-166.
- Holst E. von (1939). Entwurf eines Systems der Lokomotorischen Periodenbildungen bei Fischen, *Z. vergl. Physiol.*, **26**, 481-528.
- Holst E. von (1954). Relations between the central nervous system and the peripheral organs, *Brit. J. anim. Behav.*, **2**, 89-94.
- Holst E. von, 1973. *The Behavioural Physiology of Animals and Man*, London, Methuen.
- Holst E. von, Mittelstaedt H. (1950). Das Reafferenzprinzip, *Naturwissenschaften*, **37**, 464-476.
- Hooff J. A. R. A. M. van, 1972. A comparative approach to the phylogeny of laughter and smiling. In: *Non-Verbal Communication*, Hinde R. A. (ed.), Cambridge, Cambridge University Press, p. 209-238.
- Hooff J. A. R. A. M. van, 1976. The comparison of facial expression in man and higher primates. In: *Methods of Inference from Animal to Human Behaviour*, von Cranach M. (ed.), The Hague, Mouton, p. 165-196.
- Hoogland R., Morris D., Tinbergen N. (1957). The spines of sticklebacks (*Gasterosteus* and *Pygosteus*) as means of defence against predators (*Perca* and *Essox*), *Behaviour*, **10**, 205-236.
- Houston A. I. (1982). Transitions and time-sharing, *Anim. Behav.*, **30**, 615-625.
- Houston A. I., McFarland D. J. (1976). On the measurement of motivational variables, *Anim. Behav.*, **24**, 459-475.
- Houston A. I., McFarland D. J., 1980. Behavioral resilience and its relation to demand functions. In: *Limits to Action: The Allocation of Individual Behaviour*, Staddon J. E. R. (ed.), New York, Academic Press, p. 177-203.
- Howard I. P., 1982. *Human Visual Orientation*, New York, Wiley.
- Howard I. P., Templeton W. B., 1966. *Human Spatial Orientation*, London, Wiley.
- Howard R. D. (1978). The evolution of mating strategies in bullfrogs *Rana catesbeiana*, *Evolution*, **32**, 850-871.
- Howard R. D. (1979). Big bullfrogs in a little pond, *Nat. Hist. Mag.*, **88**, 30-36.
- Howard R. R., Brodie E. D. (1971). Experimental

- study of mimicry in salamanders involving *Notophthalmus viridescens viridescens* and *Pseudotriton ruber schencki*, *Nature*, London, **233**, 277.
- Hoy R. R. (1974). Genetic control of acoustic behavior in crickets, *Amer. Zool.*, **14**, 1067.
- Hoy R. R., Pail R. L. (1973). Genetic control of song specificity in crickets, *Science*, **180**, 82–83.
- Hubbard J. I., 1975. *The Biological Bases of Mental Activity*, Massachusetts, Addison-Wesley, Reading.
- Hubel D. H., Wiesel T. N. (1965). Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat, *J. Neurophysiol.*, **28**, 229–289.
- Hughes A., 1977. The topography of vision in mammals. In: *Handbook of Sensory Physiology*, VII/5, Crescitelli F. (ed.), Berlin, Springer Verlag, p. 613–756.
- Hughes B. O., Black A. J. (1973). The preference of domestic hens for different types of battery cage floor, *British Poultry Science*, **14**, 615.
- Humphrey N. K. (1978). *Nature's psychologists*, New Scientist, **78**, 900.
- Humphrey N. K., 1979. *Nature's psychologists*. In: *Consciousness and the Physical World*, Josephson B., Ramachandra B. S. (eds), New York, Pergamon. Reprinted in Sunderland E. and Smith M. T. (1980) *The Exercise of Intelligence*, New York, Garland STPM Press.
- Huxley J. S. (1914). The courtship habits of the great crested grebe (*Podiceps cristatus*) with an addition to the theory of sexual selection, *Proc. zool. Soc. Lond.*, **2**, 491–562.
- Huxley J. S. (1923). Courtship activities of the redthroated diver (*Columbus stellatus Pontopp*) together with a discussion on the evolution of courtship in birds, *J. Linn. Soc. Lond.*, **25**, 253–292.
- Iersel J. J. A. van, Bol A. C. A. (1958). Preening in two tern species: a study on displacement activities, *Behaviour*, **13**, 1–88.
- Immelmann K. (1969). Über den Einfluss frühknidlicher Erjahrungen auf die geschichtliche Objectfixierung bei Estrildiden, *Z. Tierpsychol.*, **26**, 677–691.
- Immelmann K., 1972. Sexual and other long-term aspects of imprinting in birds and other species. In: *Advances in the Study of Behavior*, Vol. 4, Lehrman D. S., Hinde R. A., Shaw E. (eds.), New York, Academic Press, p. 147–174.
- Isaac G. Li. (1978). The food-sharing behavior of protohuman hominids, *Scientific American*, **238**, (April), 90–100.
- James W., 1890. *The Principles of Psychology*, New York, Holt.
- Jander R. (1957). Die optische Richtungsorientierung der roten Waldameise (*Formica rufa* L.), *Z. vergl. Physiol.*, **40**, 162–238.
- Jarman P. J. (1974). The social organisation of antelopes in relation to their ecology, *Behaviour*, **48**, 215–267.
- Jenkins H. M., Harrison R. H., 1958. Auditory generalisation in the pigeon. Air research and development command, TN 58-443, Astia document 158248.
- Jenni D. A., Collier G. (1972). Polyandry in the American jacana (*Jacana spinosa*), *Auk*, **89**, 743–765.
- Jerison H. J., 1973. *Evolution of the Brain and Intelligence*, New York, Academic Press.
- Jones F. R. H. (1955). Photo-kinesis in the ammocoete larva of the brook lamprey, *J. exp. Biol.*, **32**, 492–503.
- Jordan J. (1971). Studies of the structure of the organ of voice and vocalisation in the chimpanzee: I, *Folia morphol.*, **30**, 97–126; III. *Folia morphol.*, **30**, 322–340.
- Kaas J. H., Guillery R. W., Allman J. M. (1972). Some principles of organisation in the dorsal lateral geniculate nucleus, *Brain Behav. Evol.*, **6**, 253–299.
- Kacelnik A. (1979). The foraging efficiency of great tits (*Parus major*) in relation to light intensity, *Anim. Behav.*, **27**, 237–241.
- Kagel J. H., Battalio R. C., Green L., Rachlin H., 1980. Consumer demand theory applied to choice behaviour of rats. In: *Limits to Action*, Staddon J. E. R. (ed.), New York, Academic Press.
- Kaissling K. E., Priesner E. (1970). Die Riechschwelle des Seidenspinners, *Naturwissenschaften*, **57**, 23–28.
- Kalat J. W., Rozin P. (1971). Role of interference in taste-aversion learning, *J. comp. Physiol.*, **77**, 53–58.
- Kamin L. J., 1969. Predictability, surprise, attention and conditioning. In: *Punishment and Aversive Behaviour*, Campbell B. A., Church R. M. (eds.), New York, Appleton - Century - Crofts, p. 279–296.
- Kawamura S., 1963. The process of sub-culture propagation among Japanese macaques. In: *Primate Social Behaviour*, Southwick C. H. (ed.), New York, Van Nostrand, p. 82–90.
- Keeton W. T., 1972. *Biological Science* (2nd edition), New York, W. W. Norton.
- Kellogg W. N. (1968). Chimpanzees in experimental homes, *Psychol. Rec.*, **18**, 489–498.
- Kellogg W. N., Kellogg I. A., 1933. *The Ape and the Child*, New York, McGraw-Hill.
- Kendon A. (1967). Some functions of gaze direction in social interaction, *Acta psychol.*, **26**, 1–47.
- Kennedy D., 1976. Neural elements in relation to network function. In: *Simpler Networks and Behavior*, Fentress J. C. (ed.), Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates.
- Kennedy J. S. (1945). Classification and nomenclature of animal behaviour, *Nature*, London, **156**, 754.
- Kettlewell H. B. D. (1955). Selection experiments on

- industrial melanism in the Lepidoptera, *Heredity*, **9**, 323-342.
- Kettlewell H. B. D. (1956). Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera, *Nature*, London, **175**, 934.
- Kettlewell H. B. D., 1973. *The Evolution of Melanism*, Oxford, Oxford University.
- Kling J. W., Riggs L. A., 1971. *Experimental Psychology*, London, Methuen.
- Klix F., 1982. On the evolution of cognitive processes and performances. In: *Animal Mind - Human Mind*, Griffin D. R. (ed.), Berlin, Springer Verlag.
- Klopfer P. H., Gamble J. (1966). Maternal "imprinting" in goats: the role of chemical senses, *Z. Tierpsychol.*, **23**, 588-592.
- Knudsen (1981). The hearing of the barn owl, *Scientific American*, **245**, (Dec), 83-91.
- Köhler W., 1925. *The Mentality of Apes*, New York, Harcourt Brace.
- Konishi M. (1965). The role of auditory feedback in the control of vocalization in the white-crowned sparrow, *Z. Tierpsychol.*, **22**, 770-783.
- Korringa P. (1947). Relations between the moon and periodicity in the breeding of marine animals, *Ecol. Monogr.*, **17**, 347-381.
- Kortlandt A. (1940). Eine Übersicht der angeborenen Verhaltensweisen des Mitteleuropäischen Kormorans (*Phalacrocorax carbo sinensis*), *Arch. néerl. Zool.*, **14**, 401-442.
- Kortlandt A., Kooij M. (1963). Protohominid behaviour in primates (preliminary communication), *Symp. zool. Soc. Lond.*, **10**, 61-88.
- Kosslyn M. (1981). The medium and the message in mental imagery; a theory, *Psychol. Rev.*, **88**, 46-66.
- Kramer G., 1951. Eine neue Methode zur Erforschung der Zugorientierung und die bisher damit erzielten Ergebnisse. *Proc. X int. ornithol. Congr. Uppsala*, 1950, 269-280.
- Krebs J. R. (1971). Territory and breeding density in the great tit, *Parus major*, L., *Ecology*, **52**, 2-22.
- Krebs J. R., 1973. Behavioural aspects of predation. In: *Perspectives in Ethology*, Bateson P. P. G., Klopfer P. H. (eds.), New York, Plenum Press, p. 73-111.
- Krebs J. R., 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. In: *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*, Krebs J. R., Davies N. B. (eds.), Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Krebs J. R., Davies N. B., 1981. *An Introduction to Behavioural Ecology*, Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Kreithen M. L., 1978. Sensory mechanisms for animal orientation - can any new ones be discovered? In: *Animal Migration, Navigation and Homing*, Schmidt-Koenig K., Keeton W. T. (eds.), *Proceedings in Life Sciences*, Berlin, Springer Verlag, p. 25-34.
- Kreithen M. L., Keeton W. T. (1974). Detection of changes in atmospheric pressure by the homing pigeon, *Columba livia*, *J. comp. Physiol.*, **89**, 73-82.
- Krieckhaus E. E. (1970). "Innate recognition" aids rats in sodium regulation, *J. comp. physiol. Psychol.*, **73**, 117-122.
- Krog J., Folkow B., Fox R. H., Anderson K. L. (1960). Hand circulation in the cold of Lapps and North Norwegian fishermen, *JAP*, **15**, 4, 654-658.
- Kruijt J. P. (1964). Ontogeny of social behaviour in Burmese red junglefowl (*Gallus gallus spadiceus* Bonnatere), *Behaviour Suppl.*, **12**.
- Kruuk H. (1964). Predators and anti-predator behaviour of the black-headed gull (*Larus ridibundus* L.), *Behaviour Suppl.*, **11**, 1-130.
- Kummer H., 1968. *Social Organisation of Hamadryas Baboons*, Chicago, University of Chicago Press.
- Kummer H., 1982. Social knowledge in free-ranging primates. In: *Animal Mind - Human Mind*, Griffin D. R. (ed.), Berlin, Springer Verlag.
- Kuo Z. Y. (1932). Ontogeny of embryonic behaviour in Aves. IV: The influence of embryonic movements upon the behavior after hatching, *J. comp. Psychol.*, **14**, 109-122.
- Kuo Z. Y., 1967. *The Dynamics of Behavior Development*, New York, Random House.
- Lack D. (1937). The psychological factor in bird distribution, *British Birds*, **31**, 130.
- Lack D., 1943. *The Life of the Robin*, London.
- Lack D., 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*, Oxford, Oxford University Press.
- Lack D., 1966. *Population Studies of Birds*, Oxford, Clarendon Press.
- Lack D., 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*, London, Methuen.
- Laidler K., 1978. Language in the Orang-utan. In: *Action, Gesture and Symbol*, Lock A. (ed.), New York, Academic Press, p. 133-155.
- Laming P. R., 1981. *Brain Mechanisms of Behaviour in Lower Vertebrates*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Landis C., Hunt W. A. (1932). Adrenalin and emotion, *Psychol. Rev.*, **39**, 467-485.
- Landsberg J. W. (1976). Posthatch age and developmental age as a baseline for determination of the sensitive period for imprinting, *J. comp. physiol. Psychol.*, **90**, 47-52.
- Larkin S., 1981. Time and energy in decision-making. Unpublished D. Phil. thesis, University of Oxford.
- Larkin S., McFarland D. J. (1978). The cost of changing from one activity to another, *Anim. Behav.*, **26**, 1237-1246.
- Lawick-Goodall J. van, 1970. Tool-using in primates and other vertebrates. In: *Advances in The Study of Behavior*, Vol. 3, Lehrman D. S., Hinde R. A., Shaw E. (eds.), New York, Academic Press.
- Lea S. E. G. (1978). *The psychology and economics*

- of demand, *Psychol. Bull.*, **85**, 441–466.
- Lea S. E. G., Roper T. J. (1977). Demand for food on fixed-ratio schedules as a function of the quality of concurrently available reinforcement, *J. exp. Anal. Behav.*, **27**, 371–380.
- Leach E., 1972. The influence of cultural context on non-verbal communication in man. In: *Non-Verbal Communication*, Hinde R. A. (ed.), Cambridge, Cambridge University Press.
- Lee R. B., 1972. The Kung Bushmen of Botswana. In: *Hunters and Gatherers Today*, Bicchieri M. G. (ed.), New York, Holt Rinehart and Winston.
- Lee R. B., DeVore I. (eds.), 1968. *Man and Hunter*, Chicago, Aldine.
- Lehrman D. S. (1953). A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behaviour, *Quart. Rev. Biol.*, **28**, 337–363.
- Lehrman D. S. (1955). The physiological basis of parental feeding behaviour in the ring dove (*Streptopelia risoria*), *Behaviour*, **7**, 241–286.
- Lehrman D. S., 1970. Semantic and conceptual issues in the nature-nurture problem. In: *Development and Evolution of Behavior*, Aronson L. R., Tobach E., Lehrman D. S., Rosenblatt J. S. (eds.), New York, W. H. Freeman.
- LeMay M. (1976). Morphological cerebral asymmetries of modern man, fossil man and nonhuman primates, *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **280**, 349–366.
- Lendrem D. W., 1983. Vigilance in birds. Unpublished D. Phil. thesis, University of Oxford.
- Lendrem D. W., McFarland D., 1985. Selective attention and vigilance. In: *Attention and Vigilance*, Lendrem D. W., McFarland D. (eds.), London, Pitman.
- Leong C. Y. (1969). The quantitative effect of releasers on the attack readiness of the fish *Haplochromis burtoni* (Cichlidae: Pisces), *Z. vergl. Physiol.*, **65**, 29–50.
- Leroy Y. (1964). Transmission du parametre fréquence dans le signal acoustique des hybrides F_1 et $P \times P_1$, de deux grillons: *Teleogryllus commodus* Walker et *F. oceanicus* Le Guillon (Orthoptères, ensifère), *C. R. Acad. Sci.*, **259**, 892–895.
- Lettvin J. W., Maturana H. R., McCulloch W. S., Pitts W. H. (1959). What the frog's eye tells the frog's brain, *Proc. I. R. E.*, **47**, 1940–1951.
- Lewin R. (1981). Ethiopian stone tools are world's oldest, *Science*, **211**, 806–807.
- Lewis R. A., 1975. Social influence on marital choice. In: *Adolescence in the Life Cycle*, Dragastin S. E., Elder G. H. (eds.), New York, Wiley, p. 211–225.
- Lieberman P., 1975. *On the Origins of Language*, New York, Macmillan.
- Liley N. R. (1966). Ethological isolating mechanisms in four sympatric species of poeciliid fishes, *Behaviour Suppl.*, **13**.
- Lill A. (1966). Some observations of social organisation and non-random mating in captive Burmese red jungle fowl (*Gallus gallus spadiceus*), *Behaviour*, **26**, 228–242.
- Lill A. (1968). An analysis of sexual isolations in the domestic fowl. I: The basis of homogamy in males, *Behaviour*, **30**, 8–126; II: The basis of homogamy in females, *Behaviour*, **30**, 127–145.
- Lindauer M. (1960). Time-compensated sun orientation in bees, *Cold Spring Harbour Symp. quant. Biol.*, **25**, 371–377.
- Lindauer M., 1961. *Communication among Social Bees*, Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press.
- Lindauer M. (1963). Kompassorientierung, *Ergeb. Biol.*, **26**, 158–181.
- Linker E., Moore M. E., Galanter E., (1964). Taste thresholds, detection models and disparate results, *J. exp. Psychol.*, **67**, 59–66.
- Logan F. A., Boice R. (1969). Aggressive behaviours of paired rodents in an avoidance context, *Behaviour*, **34**, 161–183.
- Lorenz K. (1932). Betrachtungen über das Erkennen der artigenen Triebhandlung der Vögel, *J. Ornithol.*, **80**, 50–98.
- Lorenz K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels, *J. Ornithol.*, **83**, 137–213.
- Lorenz K. (1937). Über die Bildung des Instinkt-begriffes, *Naturwissenschaften*, **25**, 289, 300, 307–318, 324–331.
- Lorenz K. (1939). Vergleichende Verhaltensforschung, *Zoo. Anz. Suppl. Bd. 12*, 69–102.
- Lorenz K. (1941). Vergleichende Bewegungsstudien an Anatiden, *Suppl. J. Ornith.*, **89**, 194–294.
- Lorenz K. (1950). The comparative method in studying innate behaviour patterns, *Sym. Soc. exp. Biol.*, **4**, 221–268.
- Lorenz K., 1965. *Evolution and Modification of Behavior*, Chicago, University of Chicago Press.
- Loschiavo S. R. (1968). Effect of oviposition on egg production and longevity in *Trogoderma parvum* (Coleoptera: Dermestidae), *Canad. Ent.*, **100**, 86–89.
- Louw G. N., Holm E. (1972). Physiological, morphological and behavioural adaptations of the ultrapsammophilous Namib Desert lizard *Aporosaurus anchietae* (Bocage), *Madagua*, **1**, 67–85.
- Lovejoy C. O. (1981). The origin of man, *Science*, **211**, 341–350.
- Ludlow A. R., 1980. The evolution and stimulation of a decision maker. In: *Analysis of Motivational Processes*, Toates F. M., Halliday T. R. (eds.), London, Academic Press.
- Lush J. L. (1940). Intra-sire correlations or regressions of offspring on dam as a method of estimating heritability of characteristics, *Thirty-third Annual Proceedings of the American Society of Animal Production*, 293–301.
- Lythgoe J. N., 1979. *The Ecology of Vision*, Oxford, Clarendon Press.

- McClearn G. E., 1963. The inheritance of behavior. In: *Psychology in the Making*, Postman L. J. (ed.), New York, Alfred A. Knopf.
- McClearn G. E., DeFries J. C., 1973. *Introduction to Behavioral Genetics*, New York, W. H. Freeman.
- McDonald D. L., 1972. Some aspects of the use of visual cues in directional training of homing pigeons. In: *Animal Orientation and Navigation*, Galler S. R., Schmidt-Koenig K., Jacobs G. J., Belleville R. E. (eds.), Washington D. C., US Govt Printing Office, NASA-SP-262, p. 293-304.
- McDonald D. L. (1973). The role of shadows in directional training and homing of pigeons, *Columba livia*, J. exp. Zool., **183**, 267-280.
- McDougall W., 1908. *An Introduction to Social Psychology*, London, Methuen.
- McFarland D. J. (1965). Hunger, thirst and displacement pecking in the Barbary dove, *Anim. Behav.*, **13**, 292-300.
- McFarland D. J. (1966a). The role of attention in the disinhibition of displacement activity, *Quart. J. exp. Psychol.*, **18**, 19-30.
- McFarland D. J. (1966b). On the causal and functional significance of displacement activities, *Z. Tierpsychol.*, **23**, 217-235.
- McFarland D. J. (1969a). Mechanisms of behavioural disinhibition, *Anim. Behav.*, **17**, 238-242.
- McFarland D. J. (1969b). Separation of satiating and rewarding consequences of drinking, *Physiol. Behav.*, **4**, 987-989.
- McFarland D. J. (1970a). Recent developments in the study of feeding and drinking in animals, *J. psychosom. Res.*, **14**, 229-237.
- McFarland D. J. (1970b). Adjunctive behaviour in feeding and drinking situations, *Rev. Comp. Anim.*, **4**, 64-73.
- McFarland D. J., 1971. *Feedback Mechanisms in Animal Behaviour*, London, Academic Press.
- McFarland D. J., 1973. Stimulus relevance and homeostasis. In: *Constraints on Learning*, Hinde R. A., Stevenson-Hinde J. (eds.), London, Academic Press.
- McFarland D. J., 1974. Time-sharing as a behavioral phenomenon. In: *Advances in The Study of Behavior*, Vol. 4, Lehrman D. S., Rosenblatt J. S., Hinde R. A., Shaw E. (eds.), New York, Academic Press.
- McFarland D. J., 1976. Form and function in the temporal organisation of behaviour. In: *Growing Points in Ethology*, Bateson P. P. G., Hinde R. A. (eds.), Cambridge, Cambridge University Press, 55-93.
- McFarland D. J. (1977). Decision-making in animals, *Nature*, London, **269**, 15-21.
- McFarland D. J. (1983). Behavioural transitions: a reply to Roper and Crossland (1982): Time-sharing: a reply to Houston (1982), *Anim. Behav.*, **31**, 305-308.
- McFarland D. J., L'Angellier A. B. (1966). Disinhibition of drinking during satiation of feeding behaviour in the Barbary dove, *Anim. Behav.*, **14**, 463-467.
- McFarland D. J., Baher E. (1968). Factors affecting feather posture in the Barbary dove, *Anim. Behav.*, **16**, 171-177.
- McFarland D. J., Budgell P. (1970). The thermoregulatory role of feather movements in the Barbary dove (*Streptopelia risoria*), *Physiol. Behav.*, **5**, 763-771.
- McFarland D. J., Houston A., 1981. *Quantitative ethology: the state space approach*, London, Pitman.
- McFarland D. J., Lloid I. (1973). Time-shared feeding and drinking, *Quart. J. exp. Psychol.*, **25**, 48-61.
- McFarland D. J., McFarland F. J. (1968). Dynamic analysis of an avian drinking response, *Med. Biol. Engng.*, **6**, 659-668.
- McFarland D. J., McGonigle B. (1967). Frustration tolerance and incidental learning as determinants of extinction, *Nature*, London, **215**, 786-787.
- McFarland D. J., Nunez A. T., 1978. Systems analysis and sexual behaviour. In: *Biological Determinants of Sexual Behaviour*, Hutchinson J. B. (ed.), Chichester, Wiley, pp. 615-652.
- McFarland D. J., Sibly R. M. (1972). "Unitary drives" revisited, *Anim. Behav.*, **20**, 548-563.
- McFarland D. J., Sibly R. M. (1975). The behavioural final common path, *Phil. Trans. R. Soc. B.*, **270**, 265-293.
- McFarland D. J., Wright P. (1969). Water conservation by inhibition of food intake, *Physiol. and Behav.*, **4**, 95-99.
- McGonigle B., McFarland D. J., Collier P. (1967). Rapid extinction following drug-inhibited incidental learning, *Nature*, London, **214**, 531-532.
- McGraw M. B., 1945. *The Neuromuscular Maturation of the Human Infant*, New York, Columbia University Press.
- McGrew W. C., Tuin C. E. G., Baldwin P. J. (1979). Chimpanzees, tools and termites: cross-cultural comparison of Senegal, Tanzania and Rio Muni, *Man*, **14**, 185-214.
- McLeese D. W. (1956). Effects of temperature, salinity and oxygen on the survival of the American lobster, *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **13**, 247-272.
- Mackintosh N. J., 1973. Stimulus selection: learning to ignore stimuli that predict no change in reinforcement. In: *Constraints on Learning*, Hinde R. A., Stevenson-Hinde J. (eds.), London, Academic Press, pp. 75-96.
- Mackintosh N. J., 1974. *The Psychology of Animal Learning*, London, Academic Press.
- Mackintosh N. J. (1976). Overshadowing and stimulus intensity, *Anim. Learn. and Behav.*, **4**, 186-192.
- Mackintosh N. J., 1983. *Conditioning and Associative Learning*, Oxford, Clarendon Press.

- Macphail E. M., 1982. Brain and Intelligence in Vertebrates, Oxford, Clarendon Press.
- Maier S. F., Seligman M. E. P. (1976). Learned helplessness. Theory and evidence, J. exp. Psychol. General, **105**, 3-46.
- Makkink G. F. (1936). An attempt at an ethogram of the European avocet (*Recurvirostra avosetta* L.) with ethological and psychological remarks, Ardea, **25**, 1-60.
- Malott R. W., Siddall J. W. (1972). Acquisition of the people concept in pigeons, Psychol. Rep., **31**, 3-13.
- Manning A. (1956). The effect of honey-guides, Behaviour, **9**, 114-139.
- Mariscal R. N. (1970a). An experimental analysis of the protection of *Amphiprion xanthurus* Cuv. and Val. and some other anemone fishes from sea anemones, J. exp. mar. Biol. Ecol., **4**, 134-149.
- Mariscal R. N. (1970b). A field and laboratory study of the symbiotic behaviour of fishes and sea anemones from the tropical Indo-Pacific, Calif. Pub. in Zoology, **91** (33 pages, 16 figs).
- Marler P., Mundinger P., 1971. Vocal learning in birds. In: The Ontogeny of Vertebrate Behavior, Moltz H. (ed.), New York, Academic Press.
- Marler P., Tamura M. (1964). Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows, Science, **146**, 1483-1486.
- Marshack A. (1976). Implications of the Paleolithic symbolic evidence for the origins of language, American Scientist, **64**, 136-140.
- Marshall A. J., 1970. Environmental factors other than light involved in the control of sexual cycles in birds and mammals. In: La Photorégulation de la Reproduction chez les Oiseaux et les Mammifères, Benoit J., Assenmacher I. (eds.), Paris, C. N. R. S. Editeur.
- Martin G. R. (1977). Absolute visual threshold and scotopic spectral sensitivity in the tawny owl, *Strix aluco*, Nature, London, **268**, 626-628.
- Mast S. O., 1911. Light and the Behavior of Organisms, London, Wiley.
- Masterson F. A. (1970). Is termination of a warning signal an effective reward for a rat?, J. comp. physiol. Psychol., **72**, 471-477.
- Matthews G. V. T., 1955. Bird Navigation, Cambridge, Cambridge University Press.
- Matthews G. V. T., 1968. Bird Navigation (2nd edition), Cambridge, Cambridge University Press.
- Maynard Smith J., 1958. Sexual selection. In: A Century of Darwin, Barnett S. A. (ed.), Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press, pp. 231-244.
- Maynard Smith J. (1964). Group selection and kin selection, Nature, London, **201**, 1145-1147.
- Maynard Smith J. (1976). Sexual selection and the handicap principle, J. theor. Biol., **57**, 239-242.
- Maynard Smith J. (1977). Parental investment—a prospective analysis Anim. Behav., **25**, 1-9.
- Maynard Smith J., 1978a. The Evolution of Sex, Cambridge, Cambridge University Press.
- Maynard Smith J., 1978b. The ecology of sex. In: Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach, Krebs J. R., Davies N. B. (eds.), Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Maynard Smith J., 1982. Evolution and the Theory of Games, Cambridge, Cambridge University Press.
- Meddis R. (1965). On the function of sleep, Anim. Behav., **23**, 676-691.
- Menzel E. W., 1974. A group of young chimpanzees in a one-acre field. In: Behavior of Nonhuman primates, Schrier A. M., Stollnitz F. (eds.), Vol. 3, New York, Academic Press, pp. 83-153.
- Menzel E. W., 1978. Cognitive mapping in chimpanzees. In: Cognitive Processes in Animal Behavior, Hulse S. H., Fowler H., Honig W. K. (eds.), Hillsdale, New Jersey, Lawrence Erlbaum Associates, pp. 375-422.
- Menzel E. W., 1979. Communication of object-locations in a group of young chimpanzees. In: The Great Apes, Hamburg D. A., McGown E. R. (eds.), Menlo Park, California, Benjamin/Cummings, pp. 359-371.
- Menzel E. W., Johnson M. K. (1976). Communication and cognitive organization in human and other animals, Ann. N.Y. Acad. Sci., **280**, 131-142.
- Menzel R. (1979). Behavioral access to short-term memory in bees, Nature, **281**, 331-337.
- Menzel R., Erber J., Masuhr T., 1974. Learning and memory in the honey bee. In: Experimental Analysis of Insect Behaviour, Barton Browne L. (ed.), New York, Springer Verlag.
- Merkel F. W., Wiltshcko W. (1965). Magnetismus und Richtungsfinden zugunruhiger Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*), Vogelwarte, **23**, 71-77.
- Merton P. A., 1964. Absence of conscious position sense in the human eyes. In: The Oculomotor System, Bender M. B. (ed.), New York, Harper and Row.
- Messenger J. B. (1968). The visual attack of the cuttlefish *Sepia officinalis*, Anim. Behav., **16**, 342-369.
- Meyer D. B., 1977. The avian eye and its adaptation. In: Handbook of Sensory Physiology, Vol. III, Crescitelli F. (ed.), Berlin, Springer Verlag, pp. 549-611.
- Meyerrieks A. J. (1960). Comparative breeding behavior of four species of North American herons, Nuttall Ornithological Club Publication, **2**, 1-158.
- Miller N. E. (1948). Studies of fear as an acquirable drive, J. exp. Psychol., **38**, 89-101.
- Miller R. S., 1967. Pattern and process in competition. In: Advances in Ecological Research, Vol. 4, Cragg J. B. (ed.), New York, Academic Press.
- Milsum J. H., Roberge F. A., 1973. Physiological re-

- gulation and control. In: Foundations of Mathematical Biology, Vol. 3, Rosen R. (ed.), London, Academic Press, pp. 1-95.
- Mittelstaedt M. (1964). Basic control patterns of orientational homeostasis, Symp. Soc. exp. Biol., **18**, 365-385.
- Moore B. R., 1973. The role of directed Pavlovian reactions in simple instrumental learning in the pigeon. In: Constraints on Learning, Hinde R. A., Stevenson-Hinde J. (eds.), London, Academic Press.
- Moore M. J., Capretta P. J. (1968). Changes in colored or flavored food preferences in chicks as a function of shock, Psychonomic. Sci., **12**, 195-196.
- Morgan C. L., 1894. Introduction to Comparative Psychology, London, Scott.
- Morgan C. L., 1900. Animal Behaviour, London, Scott.
- Morgan M., Nicholas D. J. (1979). Discrimination between reinforced action patterns in the rat, Learn. and Motiv., **10**, 1-22.
- Morris D. (1957). "Typical intensity" and its relation to the problem of ritualisation, Behaviour, **11**, 1-12.
- Morris D., 1967. The Naked Ape, London, Cape.
- Morse D. H. (1971). The insectivorous bird as an adaptive strategy, Ann. Rev. ecol. Syst., **2**, 177-200.
- Moynihan M. (1955). Some aspects of reproductive behaviour in the black-headed gull (*Larus ridibundus* L.) and related species, Behaviour Suppl., **4**, 1-201.
- Mundinger P. C. (1980). Animal cultures and a general theory of cultural evolution, Ethol. Sociobiol., **1**, 183-223.
- Muntz W. R. A., 1981. Colour vision. In: The Oxford Companion to Animal Behaviour, McFarland D. (ed.), Oxford, Oxford University Press.
- Munz F. W. (1958). Photosensitive pigments from the retinae of certain deep sea fishes, J. Physiol., **140**, 220-225.
- Nachman M. (1970). Learned taste and temperature aversions due to lithium chlorida sickness after tempolar delays, J. comp. physiol. Psychol., **73**, 22-30.
- Nethersole Thompson C. and D. (1942). Eggshell disposal by birds, British Birds, **35**, 162-169.
- Nicol J. A. C. (1965). Migration of choroidal tapetal pigment in the spur dog, *Squalus acanthias*, J. mar. biol. Ass. UK, **45**, 405-427.
- Niebuhr V. (1981). An investigation of courtship feeding in herring gulls *Larus argentatus*, Ibis, **123**, 218-223.
- Nisbet I. C. T. (1973). Courtship feeding, egg-size and breeding success in common terns, Nature, London, **241**, 141-142.
- Nisbet I. C. T., 1977. Courtship feeding and clutch size in common terns, *Sterna hirundo*. In: Evolutionary Ecology, Stonehouse B., Perrins C. M. (eds.), London, Macmillan.
- Norton-Griffiths M. N. (1967). Some ecological aspects of the feeding behaviour of the oystercatcher *Haematopus ostralegus* on the edible mussel *Mytilus edulis*, Ibis, **109**, 412-424.
- Norton-Griffiths M. N. (1969). The organisation, control and development of parental feeding in the oystercatcher (*Haematopus ostralegus*), Behaviour, **34**, 55-114.
- Nottebohm F. (1976). Vocal tract and brain: a search for evolutionary bottlenecks, Ann. N. Y. Acad. Sci., **280**, 643-649.
- O'Brien W. J., Slade N. A., Vinyard G. L. (1976). Apparent size as the determinant of prey selection by Bluegill sunfish (*Lepomis machrochirus*), Ecology, **57**, 1304-1311.
- Orians G. H., Willson M. F. (1964). Interspecific territories of birds, Ecology, **45**, 736-745.
- Packer C. (1977). Reciprocal altruism in *Papio anubis*, Nature, London, **265**, 441-443.
- Palmer J. D. (1973). Biological clocks of the tidal zone, Scientific American, 70-79.
- Papi F. (1960). "Orientation by night: the moon", Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol., **25**, 475-480.
- Parker G. A., 1978. Searching for mates. In: Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach, Krebs J. R., Davies N. B. (eds.), Oxford, Blackwell Scientific Publications, pp. 214-244.
- Parker G. A., 1979. Sexual selection and sexual conflict. In: Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects, Blum M. S., Blum N. A. (eds.), New York, Academic Press, pp. 123-166.
- Parker G. A., Baker R. R., Smith V. G. F. (1972). The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon, J. theor. Biol., **36**, 529-553.
- Parsons P. A., 1967. The Genetic Analysis of Behaviour, London, Methuen.
- Partridge L., 1978. Habitat selection. In: Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach, Krebs J. R., Davies N. B. (eds.), Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Passingham R. E. (1975). Changes in the size and organization of the brain in man and his ancestors, Brain Behav. Evol., **11**, 73-90.
- Passingham R. E. (1981). Primate specializations in brain and intelligence, Symp. zool. Soc. Lond., **46**, 361-388.
- Passingham R. E., 1982. The Human Primate, New York, W. H. Freeman.
- Patterson F. G. (1978). The gestures of a gorilla: language acquisition in another pongid, Brain and Lang., **5**, 72-97.
- Patterson F. G., 1979. Linguistic capabilities of a young lowland gorilla, Unpublished dissertation, Stanford University.
- Patterson I. J. (1965). Timing and spacing of broods

- in the black-headed gull *Larus ridibundus*, Ibis, **107**, 433-459.
- Pavlov I. P., 1927. *Conditioned Reflexes*, London, Oxford University Press.
- Payne R. S. (1962). How the barn owl locates prey by hearing, *Living Bird*, **1**, 151-159.
- Payne T. L., 1974. Pheromone perception. In: Pheromones, Birch M. C. (ed.), Amsterdam, North Holland.
- Pearson K. G., Iles J. F. (1970). Central programming and reflex control of walking in the cockroach, *J. exp. Biol.*, **56**, 173-193.
- Pengelley E. T. (ed.), 1974. *Circannual Clocks Annual Biological Rhythms*, New York, Academic Press.
- Pengelley E. T., Asmundson S. J., 1974. Circannual rhythmicity in hibernating mammals. In: *Circannual Clocks*, Pengelley E. T. (ed.), New York, Academic Press.
- Pennycuik C. J. (1960). The physical basis of astromavigation in birds: theoretical considerations, *J. exp. Biol.*, **37**, 573-593.
- Perdeck A. C. (1958). Two types of orientation in migrating starlings *Sturnus vulgaris* L., and chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as revealed by displacement experiments, *Ardea*, **46**, 1-37.
- Perdeck A. C. (1967). Orientation of starlings after displacement to Spain, *Ardea*, **55**, 194-202.
- Perril S. A., Gerhardt H. C., Daniel R. (1978). Sexual parasitism in the green tree frog, *Hyla cinerea*, *Science*, **200**, 1179-1180.
- Perrins C. M. (1965). Population fluctuation and clutch-size in the great tit (*Parus major* L.), *J. anim. Ecol.*, **34**, 601-647.
- Peters R. S., 1958. *The Concept of Motivation*, London, Routledge and Kegan Paul.
- Petrusic W. A., Varro L., Jamieson D. G. (1978). Mental rotation validation of two spatial ability tests, *Psychol. Res.*, **40**, 139-148.
- Pitcher T. J., Partridge B. L., Wardle C. S. (1976). A blind fish can school, *Science*, **194**, 963-965.
- Plutchik R., Ax A. F., 1970. A critique of determinants of emotional state by Schachter and Singer (1962). In: *Feedings and Emotions: the Loyola Symposium*, Arnold M. B. (ed.), New York, Academic Press.
- Posner M. I., 1978. *Chronometric Explorations of Mind*, Hillsdale, New Jersey, Lawrence Erlbaum Associates.
- Powell G. V. N. (1974). Experimental analysis of the social value of flocking by starlings (*Sturnus vulgaris*) in relation to predation and foraging, *Anim. Behav.*, **22**, 501-505.
- Premack D. (1970). A functional analysis of language, *J. exp. Anal. Behav.*, **14**, 107-125.
- Premack D., 1976. *Intelligence in Ape and Man*, Hillsdale, New Jersey, Lawrence Erlbaum Associates.
- Premack D. (1978). Chimpanzee theory of mind. Part II: The evidence for symbols in chimpanzee, *Behav. Brain Sci.*, **1**, 625-629.
- Premack A. J., Premack D. (1972). Teaching language to an ape, *Scientific American*, **227**, (Oct.), 92-99.
- Premack D., Woodruff G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behav. Brain Sci.*, **1**, 515-526.
- Prosser C. L., 1973. *Comparative Animal Physiology* (3rd edition), Philadelphia, W. B. Saunders.
- Prout T. (1971). The relation between fitness components and population prediction in *Drosophila*. I: The estimation of fitness components, *Genetics*, **68**, 127-149.
- Provine R. R. (1981). Wing-flapping development in chickens made flightless by feather mutations, *Developmental Psychobiology*, **14**, 481-486.
- Pulliam H. R. (1973). On the advantages of flocking, *J. theor. Biol.*, **38**, 419-422.
- Raber H. (1948). Analyse des Balzverhaltens eines domestizierten Truthahns (*Meleagris*), *Behaviour*, **1**, 237-266.
- Rachlin H., 1980. Economics and behavioural psychology. In: *Limits to Action*, Staddon J. E. R. (ed.), New York, Academic Press.
- Randolph M. C., Brooks B. A. (1967). Conditioning of a vocal response in a chimpanzee through social reinforcement, *Folia primat.*, **5**, 70-79.
- Reinberg A., 1974. Aspects of circannual rhythms in Man. In: *Circannual Clocks*, Pengelley E. T. (ed.), New York, Academic Press.
- Rescorla R. A. (1971). Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement following prior inhibitory conditioning, *Learn. and Motiv.*, **2**, 113-123.
- Rescorla R. A., 1978. Some implications of a cognitive perspective on Pavlovian conditioning. In: *Cognitive Processes in Animal Behavior*, Hulse S. H., Fowler H., Honig W. K. (eds.), Hillsdale, New Jersey, Lawrence Erlbaum Associates.
- Rescorla R. A., Cunningham C. L. (1979). Spatial contiguity facilitates Pavlovian second-order conditioning, *J. exp. Psychol.: Animal Behaviour Processes*, **5**, 152-161.
- Rescorla R. A., Furrow D. R. (1977). Stimulus similarity as a determinant of Pavlovian conditioning, *J. exp. Psychol.: Animal Behaviour Processes*, **3**, 203-215.
- Revusky S. H. (1967). Hunger level during food consumption: effects on subsequent preference, *Psychonomic Sci.*, **7**, 109-110.
- Revusky S. H., 1971. The role of interference in association over delay. In: *Animal Memory*, Honig W. K., James P. H. R. (eds.), New York, Academic Press, pp. 55-213.
- Revusky S. H., 1977. Learning as a general process with an emphasis on data from feeding experiments. In: *Food Aversion Learning*, Milgram N. W., Krames L., Alloway T. M. (eds.), New

- York, Plenum Press.
- Revusky S. H., Garcia J., 1970. Learned associations over long delays. In: *Psychology of Learning and Motivation*, Vol. 4, Bower G. H. (ed.), New York, Academic Press, pp. 1–83.
- Richelle M., Lejeune H., 1980. *Time in Animal Behaviour*, Oxford, Pergamon Press.
- Richter C. P. (1943). Total self-regulatory functions in animals and human beings, *Harvey Lect.*, **38**, 63–103.
- Richter C. P., 1955. Self-regulatory functions during gestation and lactation, *Trans. Conf. Gestation*, Princeton, New Jersey.
- Richter C. P., Holt L. E., Barelare B. Jr. (1937). Vitamin B₁ craving in rats, *Science*, **86**, 354–355.
- Riddell W. I., 1979. Cerebral indices and behavioral differences. In: *Development and Evolution of Brain Size*, Hahn M. E., Jensen C., Dudek B. C. (eds.), New York, Academic Press, pp. 89–109.
- Ridley M., Rechten C. (1981). Female sticklebacks prefer to spawn with males whose nests contain eggs, *Behaviour*, **76**, 1–2.
- Riggs S. K., Sargent F. (1964). Physiological regulation in moist heat by young American negro and white males, *Human Biol.*, **36**, 339–353.
- Ristau C. A., Robbins D., 1981. Language in the great apes: a critical review. In: *Advances in the Study of Behavior*, Vol. 12, Rosenblatt J., Hinde R. A., Beer C., Busnel M. C. (eds.), New York, Academic Press.
- Ristau C. A., Robbins D., 1982. Cognitive aspects of ape language experiments. In: *Animal Mind – Human Mind*, Griffin D. R. (ed.), Berlin, Springer Verlag.
- Roberts S. (1981). Isolation of an internal clock, *J. exp. Psychol.: Animal Behavior Processes*, **7**, 242–268.
- Robinson M. H. (1970). Insect anti-predator adaptations and the behaviour of predatory primates, *Congr. Latin. Zool.*, **II**, 811–836.
- Rodgers W., Rozin P. (1966). Novel food preferences in thiamine-deficient rats, *J. comp. physiol. Psychol.*, **61**, 1–4.
- Roeder K. D., 1963. *Nerve Cells and Insect Behaviour*, Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press.
- Roeder K. D. (1970). Episodes in insect brains, *American Scientist*, **58**, 378–389.
- Rohwer S., Rohwer F. C., (1978). Status signalling in Harris sparrows: experimental deceptions achieved, *Anim. Behav.*, **26**, 1012–1022.
- Rolls B. J., Rolls E. T., 1982. *Thirst*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Romanes G. J., 1882. *Animal Intelligence*, London, Kegan, Paul, Trench.
- Romer A. S., 1958. *Vertebrate Paleontology*, Chicago, Chicago University Press.
- Root R. B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher, *Ecol. Monogr.*, **37**, 317–350.
- Roper T. J., Crossland G. (1982). Mechanisms underlying eating-drinking transitions in rats, *Anim. Behav.*, **30**, 602–614.
- Rothenbuhler N. (1964). Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. Responses of F₁ and backcross generations to disease-killed brood, *Amer. Zool.*, **4**, 111–123.
- Rowell C. H. F. (1961). Displacement grooming in the chaffinch, *Anim. Behav.*, **9**, 38–63.
- Rowell C. H. F., Horn G. (1968). Dishabituation and arousal in the response of single nerve cells in an insect brain, *J. exp. Biol.*, **49**, 171–183.
- Rowley I. (1965). White-winged choughs, *Aust. Nat. Hist.*, **15**, 81–85.
- Rozin P. (1967). Specific aversion as a component of specific hungers *J. comp. physiol. Psychol.*, **64**, 237–242.
- Rozin P. (1968). Specific aversions and neophobia as a consequence of vitamin deficiency and/or poisoning in half-wild and domestic rats, *J. comp. physiol. Psychol.*, **66**, 82–88.
- Rozin P. (1969). Adaptive food sampling in vitamin deficient rats, *J. comp. physiol. Psychol.*, **69**, 126–132.
- Rozin P., 1976a. The selection of foods by rats, humans and other animals. In: *Advances in the Study of Behavior*, Rosenblatt J. S., Hinde R. A., Shaw E., Bear C. (eds.), Vol. 6, New York, Academic Press, pp. 21–76.
- Rozin P., 1976b. The evolution of intelligence and access to the cognitive unconscious. In: *Progress in Psychobiology and Physiological Psychology*, Vol. 6, Sprague J. M., Epstein A. N. (eds), New York, Academic Press, pp. 245–276.
- Rozin P., Kalat J. (1971). Specific hungers and poison avoidance as adaptive specializations of learning, *Psychol. Rev.*, **78**, 459–486.
- Rozin P., Kalat J., 1972. Learning as a situation-specific adaptation. In: *Biological Boundaries of Learning*, Seligman M. E. P., Hager J. (eds), New York, Appleton, pp. 66–97.
- Rozin P., Mayer J. (1961). Thermal reinforcement and thermoregulatory behavior in the goldfish, *Science*, **134**, 942–943.
- Rumbaugh D. M., 1977. *Language Learning by a Chimpanzee*, New York, Academic Press.
- Rumbaugh D. M., Gill T. V., 1977. Lana's acquisition of language skills. In: *Language Learning by a Chimpanzee*, Rumbaugh D. M. (ed.), New York, Academic Press, pp. 165–192.
- Ruppel G. (1969). Eine "Lüge" als gerichtete Mitteilung beim Eisfuchs (*Alopex lagopus* L.), *Z. Tierpsychol.*, **26**, 371–374.
- Rusak B., 1981. Vertebrate behavioral rhythms. In: *Handbook of Behavioral Neurobiology*, Vol. 4: *Biological Rhythms*, Aschoff J. (ed.), New York, Plenum Press.
- Rutledge J. T., 1974. Circannual rhythm of repro-

- duction in male European starlings (*Sturnus vulgaris*). In: Circannual Clocks, Pengelly E. T. (ed.), New York, Academic Press.
- Rzoska J. (1953). Bait shyness, a study in rat behaviour, *Brit. J. anim. Behav.*, **1**, 128–135.
- Sadoglu P., 1975. Genetic paths leading to blindness in *Astyanax mexicanus*. In: Vision in Fishes, Ali M. A. (ed.), New York, Plenum Press, pp. 419–426.
- Salzano F. M., Neel J. V., Maybury-Lewis D. (1967). Further studies on the Xavante Indians, *Amer. J. human Genetics*, **19**, 463–489.
- Sauer F., Sauer E. (1955). Zur Frage der nächtlichen Zugorientierung von Grasmücken, *Rev. suisse Zool.*, **62**, 250–259.
- Saunders D. S., 1976. *Insect Clocks*, Oxford, Pergamon Press.
- Savage-Rumbaugh E. S., Rumbaugh D. M., Boysen S. (1978). Symbolic communication between two chimpanzees (*Pan troglodytes*), *Science*, **201**, 641–644.
- Savage-Rumbaugh E. S., Rumbaugh D. M., Boysen S. (1980). Do apes use language?. *American Scientist*, **68**, 49–61.
- Schachter S., Singer J. (1962). Cognitive, social and physiological determinants of emotional state, *Psychol. Rev.*, **69**, 379–399.
- Scharrer E. (1964). Photo-neuro-endocrine systems: general concepts, *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **117**, 13–22.
- Scheller R. H., Axel R. (1984). How genes control behavior, *Scientific American*, **250**, 44–52.
- Schiller P. (1952). Innate constituents of complex responses in primates, *Psychol. Rev.*, **59**, 177–191.
- Schmidt-Koenig K. (1958). Experimentelle Einflussnahme auf die 24-Stunden-Periodik bei Brieftauben und deren Auswirkungen unter besonderer Berücksichtigung des Heimfindevermögens, *Z. Tierpsychol.*, **15**, 301–331.
- Schmidt-Koenig K. (1960). Internal clocks and homing, *Cold Spring Harbour Symp. quant. Biol.*, **25**, 389–393.
- Schmidt-Koenig K. (1961). Die Sonne als Kompass im Heim-Orientierungssystem der Brieftauben, *Z. Tierpsychol.*, **68**, 221–244.
- Schmidt-Koenig K., 1979. *Avian Orientation and Navigation*, London, Academic Press.
- Schmidt-Nielsen K., 1964. *Desert Animals: Physiological Problems of Heat and Water*, Oxford, Clarendon Press.
- Schneider D. (1969). Insect olfaction: deciphering system for chemical messages, *Science*, **163**, 1031–1036.
- Schneidermann N., Fuentes I., Gormezano I. (1962). Acquisition and extinction of the classically conditioned eyelid response in the albino rabbit, *Science*, **136**, 650–652.
- Schneirla T. C., 1965. Aspects of stimulation and organization in approach/withdrawal processes underlying vertebrate behavioral development. In: *Advances in the Study of Behavior*, Lehman D. S., Hinde R. A., Shaw E. (eds), Vol. 1, New York, Academic Press, pp. 1–74.
- Schutz F. (1965). Sexuelle Prägung bei Anatiden, *Z. Tierpsychol.*, **22**, 50–103.
- Schutz T. (1971). Prägung des Sexualverhaltens von Enten und Gänsen durch Sozialeindrücke während der Jugendphase, *J. Neuro-visc. Rel. Suppl.*, **10**, 339–357.
- Schüz E. (1963). On the northwestern migration divide of the white stork, *Proc. int. ornithol. Congr.*, **13**, 475–480.
- Schüz E. 1971. *Grundriss der Vogelzugkunde*, Berlin, Parey Verlag.
- Schwartz E., 1974. Lateral-line mechanoreceptors in fishes and amphibians. In: *Handbook of Sensory Physiology*, Fessard A. (ed.), III/3, New York, Springer Verlag, pp. 257–278.
- Scott E. M., Verney E. L. (1947). Self-selection of diet. VI: The nature of appetites for B vitamins, *J. Nutr.*, **34**, 471–480.
- Scott J. P., Fuller J. L., 1965. *Dog Behavior: The Genetic Basis*, Chicago, University of Chicago Press.
- Seitz A. (1940). Die Paarbildung bei einigen Cichliden I, *Z. Tierpsychol.*, **4**, 40–84.
- Selander R. K. (1964). Speciation in wrens of the genus *Campylorhynchus*, *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **74**, 1–224.
- Selander R. K., 1972. Sexual selection and dimorphism in birds. In: *Sexual Selection and the Descent of Man*, Campbell B. (ed.), London, Heinemann.
- Seligman M. E. P. (1970). On the generality of the laws of learning, *Psychol. Rev.*, **77**, 406–418.
- Senturia J. B., Johansson B. W., 1974. Physiological and biochemical reflections of circannual rhythmicity in the European hedgehog and man. In: *Circannual Clocks*, Pengelly E. T. (ed.), New York, Academic Press.
- Sevenster P. (1961). A causal analysis of a displacement activity (fanning in *Gasterosteus aculeatus* L.), *Behaviour Suppl.*, **9**, 1–170.
- Sevenster P., 1968. Motivation and learning in sticklebacks. In: *The Central Nervous System and Fish Behavior*, Ingle D. (ed.), Chicago, University of Chicago Press, pp. 233–245.
- Sevenster P., 1973. Incompatibility of response and reward. In: *Constraints on Learning: Limitations and Predispositions*, Hinde R. A., Stevenson-Hinde J. (eds), London, Academic Press.
- Seyfarth R. M., Cheney D. L., Marler P. (1980). Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication, *Science*, **210**, 801–803.
- Sheffield F. D., 1965. Relation between classical conditioning and instrumental learning. In: *Classical Conditioning: A Symposium*, Prokasy W. F. (ed.),

- New York, Appleton-Century-Crofts.
- Shepard R. N., Metzler J.* (1971). Mental rotation of three-dimensional objects, *Science*, **171**, 701–703.
- Shepherd J.*, 1971. Self-imposed incest-avoidance and exogamy in second generation Kibbutz adults. Unpublished doctoral dissertation, Rutgers University, New Brunswick, New Jersey.
- Sheppard P. M.*, 1961. Some contributions to population genetics resulting from the study of Lepidoptera. In: *Advances in Genetics*, Vol. 10, Caspari E. W., Thoday J. M. (eds), New York, Academic Press, pp. 165–216.
- Sherrington C. S.* (1918). Observations on the sensual role of the proprioceptive nerve-supply of the extrinsic ocular muscles, *Brain*, **41**, 332–343.
- Sherry D. F., Mrosovsky N., Hogan J. A.* (1980). Weight loss and anorexia during incubation in birds, *J. comp. physiol. Psychol.*, **94**, 89–98.
- Shettleworth S. J.*, 1972. Constraints on learning. In: *Advances in the Study of Behavior*, Vol. 4, Lehman D. S., Hinde R., Shaw E. (eds), New York, Academic Press.
- Shumake S. A., Smith J. C., Tucker D.* (1969). Olfactory intensity-difference thresholds in the pigeon, *J. comp. physiol. Psychol.*, **67**, 64–69.
- Sibly R. M.* (1975). How incentive and deficit determine feeding tendency, *Anim. Behav.*, **23**, 437–446.
- Sibly R. M., McCleery R. H.* (1976). The dominance boundary method of determining motivational state, *Anim. Behav.*, **24**, 108–124.
- Sibly R. M., McCleery R. H.* (1985). Optimal decision rules for herring gulls, *Anim. Behav.*, **33**, 449–465.
- Sibly R. M., McFarland D. J.*, 1974. A state-space approach to motivation. In: *Motivational Control Systems Analysis*, McFarland D. J. (ed.) London, Academic Press, pp. 213–250.
- Siegel R. G., Honig W. K.* (1970). Pigeon concept formation: successive and simultaneous acquisition, *J. exp. Analysis Behav.*, **13**, 385–390.
- Siegfried W. R., Underhill L. G.* (1975). Flocking as an anti-predator strategy in doves, *Anim. Behav.*, **23**, 504–508.
- Simmons J. A.* (1971). Echolocation in bats: signal processing of echoes for target range, *Science*, **171**, 925–928.
- Sinclair A. R. E.*, 1977. *The African Buffalo*, Chicago, University of Chicago Press.
- Skinner B. F.* (1937). Two types of conditioned reflex: a reply to Konorski and Miller, *J. Gen. Psychol.*, **16**, 272–279.
- Skinner B. F.*, 1938. *The Behavior of Organisms*, New York, Appleton-Century-Crofts.
- Skinner B. F.*, 1953. *Science and Human Behavior*, New York, Macmillan.
- Skinner B. F.* (1958). Reinforcement today, *Amer. Psychol.*, **13**, 94–99.
- Skinner B. F.*, 1975. *About Behaviourism*, London, Cape.
- Skutch A. F.*, 1969. *Life Histories of Central American Birds*, Vol. III: *The Golden naped Woodpecker*, Pacific Coast Avifauna, **35**, 479–517.
- Skutch A. F.*, 1976. *Parent Birds and Their Young*, Austin, Texas, University of Texas Press.
- Sluckin W.*, 1964. *Imprinting and Early Learning*, London, Methuen.
- Smart J. L.*, 1977. Early life malnutrition and late learning ability: a critical analysis. In: *Genetics and Intelligence*, Oliveira A. (ed.), Amsterdam, North Holland, pp. 215–235.
- Smith N. G.* (1966). Evolution of some arctic gulls (*Larus*): an experimental study of isolating mechanisms, *Ornithol. Monogr.*, **4**, 1–99.
- Sparks J.*, 1982. *The Discovery of Animal Behaviour*, London, Collins.
- Sutherland N. S.* (1964). Discrimination learning: non-additivity of cues, *Nature*, London, **201**, 528–530.
- Sutherland N. S., Mackintosh N. J.*, 1971. *Mechanisms of Animal Discrimination Learning*, New York, Academic Press.
- Sutton D.*, 1979. Mechanisms underlying vocal control in nonhuman primates. In: *Neurobiology of Social Communication*, Steklis H. D., Raleigh M. J. (eds), New York, Academic Press, pp. 45–67.
- Sweeney B. M.*, 1969. *Rhythmic Phenomena in Plants*, New York, Academic Press.
- Swets J. A., Tanner W. P., Birdsall T. G.* (1961). Decision processes in perception, *Psychol. Rev.*, **68**, 301–340.
- Tansley K.*, 1965. *Vision in Vertebrates*, London, Methuen.
- Terrace H. S.*, 1979. *Nim*, London, Eyre Methuen.
- Testa T. J.* (1975). Effects of similarity of location and temporal intensity pattern of conditioned and unconditioned stimuli on acquisition of conditioned suppression in rats, *J. exp. Psychol.: Animal Behavior Processes*, **1**, 114–121.
- Thoday J. M.* (1953). Components of fitness, *Symp. Soc. exp. Biol.*, **7**, 96–113.
- Thompson R. F.*, 1965. *Foundations of Physiological Psychology*, New York, Harper International.
- Thorndike E. L.* (1898). *Animal intelligence: an experimental study of the associative processes in animals*, *Psychol. Rev. Monogr. Suppl.* **2**, **8**, 1, 16.
- Thorndike E. L.*, 1911. *Animal Intelligence*, New York, Macmillan.
- Thorndike E. L.*, 1913. *The Psychology of Learning* (Educational Psychology II), New York, Teachers College.
- Thorndike E. L.* (1932). Reward and punishment in animal learning, *Comp. Psychol. Monogr.*, **8**, **39**, 26, 27, 47.
- Thornhill R.* (1980). Rape in *Panorpa* scorpion flies and a general rape hypothesis, *Anim. Behav.*, **28**, 52–59.

- Thorpe W. H., 1956. Learning and Instinct in Animals, London, Methuen.
- Thorpe W. H. (1963). Ethology and the coding problem in germ cell and brain, *Z. Tierpsychol.*, **20**, 529-551.
- Thorpe W. H., 1974. Animal Nature and Human Nature, London, Methuen.
- Thorpe W. H., 1979. The Origins and Rise of Ethology, London, Heinemann.
- Tinbergen L. (1960). The natural control of insects in pinewoods, I: factors influencing the intensity of predation by song birds, *Arch. Néerl. Zool.*, **13**, 265-343.
- Tinbergen N. (1940). Die Übersprungbewegung, *Z. Tierpsychol.*, **4**, 1-10.
- Tinbergen N. (1942). An objective study of the innate behaviour of animals, *Biblioth. Biother.*, **1**, 39-98.
- Tinbergen N. (1949). De functie van de role vlek op de snavel van de zilverbreeuw, *Bijdr. tot de Dierk.*, **28**, 453-465. *Sym. Soc. exp. Biol.*, **4**, 305-312.
- Tinbergen N. (1950). The hierarchical organization of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour.
- Tinbergen N., 1951. The Study of Instinct, Oxford, Oxford University Press.
- Tinbergen N. (1952). Derived Activities: their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution, *Quart. Rev. Biol.*, **27**, 1-32.
- Tinbergen N., 1953. The Herring Gull's World, London, Collins.
- Tinbergen N. (1959). Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report, *Behaviour*, **15**, 1-70.
- Tinbergen N. (1962). The evolution of animal communication - a critical examination of methods, *Symp. zool. Soc. Lond.*, **8**, 1-6.
- Tinbergen N. (1963). On aims and methods in ethology, *Z. Tierpsychol.*, **20**, 410-433.
- Tinbergen N., Broekhuysen G. J., Feekes F., Houghton J. C. W., Kruuk H., Szulc E. (1962). Eggshell removal by the black-headed gull, *Larus ridibundus* L.: a behaviour component of camouflage, *Behaviour*, **19**, 74-118.
- Tinbergen N., Perdeck A. C. (1950). On the stimulus situation releasing the begging response in the hatched herring gull chick (*Larus a. argentatus* Pont.), *Behaviour*, **3**, 1-38.
- Tinbergen N., Iersel J. J. A. van (1947). "Displacement reactions" in the three-spined stickleback, *Behaviour*, **1**, 56-63.
- Tinkle D. W. (1969). The concept of reproductive effort in its relation to the evolution of life histories of lizards, *Amer. Natur.*, **103**, 501-516.
- Toates F. M., 1975. Control Theory in Biology and Experimental Psychology, London, Hutchinson.
- Toates F. M., 1980. Animal Behaviour A Systems Approach, Chichester, Wiley.
- Toates F. M., Oatley K. (1970). Computer simulation of thirst and water balance, *Med. biol. Engng.*, **8**, 71-87.
- Tolman E. C., 1932. Purposive behavior in animals and men, New York, Appleton-Century-Crofts. (Reprinted University of California Press, 1949.)
- Tolman E. C. (1938). The determiners of behavior at a choice point, *Psychol. Rev.*, **45**, 1-41.
- Treisman M. (1977). Motion sickness: an evolutionary hypothesis, *Science*, **197**, 493-495.
- Trivers R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism, *Quart. Rev. Biol.*, **46**, 35-57.
- Trivers R. L., 1972. Parental investment and sexual selection. In: Sexual Selection and the Descent of Man, Campbell B. (ed.), Chicago, Aldine.
- Tryon R. C., 1942. Individual differences. In: Comparative Psychology (2nd edition), Moss F. A. (ed.), Englewood Cliffs, New Jersey, Prentice-Hall.
- Turnbull C. M., 1966. Wayward Servants: The Two Worlds of the African Pygmies, London, Eyre & Spottiswoode.
- Uexküll J. von, 1934. Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen, Berlin, Springer Verlag. Translated in Uninstinctive Behaviour, Schiller C. H. (ed.), London, Methuen.
- Ulyott P. (1936). The behaviour of *Dendrocoelum lacteum*, I and II, *J. exp. Biol.*, **13**, 253-264, 265-278.
- Ulrich R. E., Azrin N. H. (1962). Reflexive fighting in response to aversive stimulation, *J. exp. Analysis Behavior*, **5**, 511-520.
- Verney E. G. (1947). The antidiuretic hormone and the factors which determine its release, *Proc. R. Soc. B.*, **135**, 25-106.
- Vidal J. M. (1976). L'empreinte chez les animaux, *La Recherche*, **63**, 24-35.
- Vince M. A., 1969. Embryonic communication, respiration and the synchronization of hatching. In: Bird Vocalizations, Hinde R. A. (ed.), London, Cambridge University Press, pp. 233-260.
- Waage J. K. (1979). Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid, *Nemeritis canescens*, *J. anim. Ecol.*, **48**, 353-371.
- Wahlsten D. L., Cole M., 1972. Classical and avoidance training of leg flexion in the dog. In: Classical Conditioning II: Current Research and Theory, Black A. H., Prokasy W. F. (eds), New York, Appleton-Century-Crofts.
- Wallraff H. G., 1969. Über das Orientierungsvermögen von Vögeln unter natürlichen und künstlichen Sternmustern. Dressurversuche mit Stockenten. *Ver. deut. zool. Ges. Innsbruck*, pp. 348-357.
- Warden C. J., Warner L. H. (1928). The sensory capacities and intelligence of dogs, with a report on the ability of the noted dog "Fellow" to respond to verbal stimuli, *Quart. Rev. Biol.*, **3**, 1-28.
- Ware D. M. (1972). Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*): the influence of hunger, prey density, and prey size, *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **29**, 1193-1201.

- Warren J. M., 1965. Primate learning in comparative perspective. In: Behavior of Nonhuman Primates, Vol. 1, Schrier A. M., Harlow H. F., Stollnitz F. (eds), New York, Academic Press, pp. 249-281.
- Warren J. M., 1973. Learning in vertebrates. In: Comparative Psychology: A Modern Survey, Dewsbury D. A., Rethlingshafer D. A. (eds), New York, McGraw-Hill, pp. 471-509.
- Warren J. M. (1974). Possibly unique characteristics of learning by primates, *J. hum. Evol.*, **3**, 445-454.
- Warriner C. C., Lemmon W. B., Ray T. S. (1963). Early experience as a variable in mate selection, *Anim. Behav.*, **11**, 221-224.
- Wasserman E. A., Franklin S., Hearst E. (1974). Pavlovian appetitive contingencies and approach versus withdrawal to conditioned stimuli in pigeons, *J. comp. physiol. Psychol.*, **86**, 616-627.
- Watson J. B. (1907). Kinesthetic and organic sensations: their role in the reactions of the white rat to the maze, *Psychol. Monogr.*, **8**, 33-49.
- Watson J. B. (1913). Psychology as the behaviorist views it, *Psychol. Rev.*, **20**, 158-177.
- Watson J. B., 1914. Behavior: An Introduction to Comparative Psychology, New York, Holt.
- Watson J. B. (1916). The place of the conditioned reflex in psychology, *Psychol. Rev.*, **23**, 89-116.
- Watson J. B., 1930. Behaviorism, New York, W. W. Norton.
- Watson J. D., Crick F. H. (1953). Molecular structure of nucleic acids: a structure for deoxyribose nucleic acid, *Nature*, London, **171**, 737-738.
- Weihaupt J. G. (1964). Geophysical biology, *Bioscience*, **14**, 18-24.
- Weiskrantz L. (1980). Varieties of residual experience, *Quart. J. exp. Psychol.*, **32**, 365-386.
- Weiskrantz L., Warrington E. K., Sanders M. D., Marshall J. (1974). Visual capacity of the hemianoptic field following a restricted occipital ablation, *Brain*, **97**, 709-728.
- Wells G. P. (1966). The lugworm (*Arenicola*): a study in adaptation, *Netherlands J. Sea Res.*, **3**, 294-313.
- Wells M. J., 1966. Brain and Behaviour in Cephalopods, London, Heinemann.
- Wells M. J., 1968. Lower Animals, London, Weidenfeld and Nicolson.
- Wendler G. (1966). Coordination of walking movements in arthropods, *Symp. Soc. exp. Biol.*, **20**, 229-249.
- Wenner A. M. (1962). Sound production during the waggle dance of the honey bee, *Anim. Behav.*, **10**, 79-95.
- Wenner A. M. (1964). Sound communication in honey bees, *Scientific American*, **210**(4), 116-124.
- Werner E. E., Hall D. J. (1974). Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*), *Ecology*, **55**, 1216-1232.
- West G. C., Northon D. W., 1975. Metabolic adaptations in tundra birds. In: Physiological Adaptations to the Environment, Fernberg F. J. (ed.), New York, Intex Educational Publ.
- Westermarck E., 1891. The History of Human Marriage, London, Macmillan.
- Whiten A. (1972). Operant study of sun altitude and pigeon navigation, *Nature*, London, **237**, 405-406.
- Whitfield M., 1976. The evolution of the ocean and the atmosphere. In: Environmental Physiology of Animals, Bligh J., Cloudsley-Thompson J. L., Macdonald A. G. (eds), Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Wickler W. (1966). Ursprung und biologische Deutung des Genitalpräsentierens männlicher Primaten, *Z. Tierpsychol.*, **23**, 422-437.
- Wickler W., 1967. Socio-sexual signals and their intra-specific imitation among primates. In: Primate Ethology, Morris D. (ed.), London, Weidenfeld and Nicolson.
- Wickler W., 1968. Mimicry in Plants and Animals, London, Weidenfeld and Nicolson.
- Wiepkema P. R. (1971). Positive feedbacks at work during feeding, *Behaviour*, **39**, 2-4.
- Wiepkema P. R., Alingh Prins A. J., Steffens A. B. (1972). Gastrointestinal food transport in relation to meal occurrence in rats, *Physiol. Behav.*, **9**, 759-763.
- Wilcoxon H. C., Dragoin W. B., Kral P. A. (1971). Illness-induced aversions in rat and quail: relative salience of visual and gustatory cues, *Science*, **171**, 826-828.
- Wilkinson P. F., Shank C. C. (1977). Rutting-fight among musk oxen on Banks Island, Northwest Territories, Canada, *Anim. Behav.*, **24**, 756-758.
- Williams D. R., Williams H. (1969). Automaintenance in the pigeon: sustained pecking despite contingent non-reinforcement, *J. exp. Anal. Behav.*, **12**, 511-520.
- Williams G. C., 1966. Adaptation and Natural Selection. Princeton, New Jersey, Princeton University Press.
- Wilson D. M. (1968). Inherent asymmetry and reflex modulation of the locust flight pattern, *J. exp. Biol.*, **48**, 631-641.
- Wilson E. O., 1975. Sociobiology: The New Synthesis, Cambridge, Massachusetts, The Belknap Press of Harvard University Press.
- Wilson J. A., 1979. Principles of Animal Physiology (2nd edition), New York, Macmillan.
- Wolf A. P. (1966). Childhood association, sexual attraction and the incest taboo: a Chinese case, *Amer. Anthropol.*, **68**, 883-898.
- Wolf A. P. (1970). Childhood association and sexual attraction: a further test of the Westermarck hypothesis, *Amer. Anthropol.*, **72**, 503-515.
- Woodward W. T., Bitterman M. E. (1973). Pavlovian analysis of avoidance conditioning in the goldfish

- (*Carassius auratus*), J. comp. Physiol., **82**, 123–129.
- Woodfield A., 1976. Teleology, Cambridge, Cambridge University Press.
- Woodruff G., Premack D. (1979). Intentional communication in the chimpanzee: the development of deception, Cognition, **7**, 333–362.
- Woodworth R. S., 1918. Dynamic Psychology, New York, Columbia University Press.
- Woolfenden G. E. (1973). Nesting and survival in a population of Florida scrub jays, Living Bird, **12**, 25–49.
- Wootton R. J., 1976. The Biology of the Sticklebacks, London, Academic Press.
- Wright P., McFarland D. J. (1969). A functional analysis of hypothalamic polydipsia in the Barbary dove (*Streptopelia risoria*), Physiol. Behav., **4**, 877–883.
- Wright S. (1921). Systems of mating, Genetics, **6**, 111–178.
- Wurtman R. J., Axelrod J., Kelly D. E., 1968. The Pineal, New York, Academic Press.
- Yodowski M. L., Kreithen M. L., Kreeton W. T. (1977). Detection of atmospheric infrasound by homing pigeons, Nature, London, **265**, 725–726.
- Young J. Z. (1960). The failures of discrimination learning following removal of the vertical lobes in Octopus, Proc. R. Soc. Lond., B, **153**, 18–46.
- Young P. T., 1961. Motivation and Emotion: A Survey of the Determinants of Human and Animal Activity, New York, Wiley.
- Zach R. (1979). Shell dropping: decision making and optimal foraging in Northwestern crows, Behaviour, **68**, 106–117.
- Zahavi A. (1974). Communal nesting by the Arabian babbler: a case of individual selection, Ibis, **116**, 84–87.
- Zahavi A. (1975). Mate selection – a selection for a handicap, J. theor. Biol., **53**, 205–214.
- Zahavi A. (1976). Cooperative nesting in Eurasian birds, Proc. XVI int. orn. Congr. (Canberra, Australia), 685–693.
- Zahavi A. (1977). The cost of honesty. (Further remarks on the handicap principle), J. theor. Biol., **67**, 603–605.
- Zahorik D. M., Maier S. F. (1969). Appetite Conditioning with recovery from thiamine deficiency as the unconditioned stimulus, Psychol. Sci., **17**, 309–310.
- Zahorik D. M., Maier S. F., Pies R. W. (1974). Preferences for tastes paired with recovery from thiamine deficiency in rats. Appetite conditioning or learned safety?, J. comp. physiol. Psychol., **87**, 1083–1091.
- Zimmerman J. L. (1971). The territory and its density dependent effect in *Spiza americana*, Auk, **88**, 591–612.

Указатель латинских названий

- Acheta domestica* 208
Aepycerus melampus 158
Aix galericulata 354
 -sponsa 329
Alciope 187
Alytes obstetricans 219, 220
Ammophyla adriaansei 327
Amphiprion xanthurus 426
Anableps anableps 192
Anas flavirostris 335
 platyrhynchos 236, 354
 -querquedula 354
Anas tenuirostris 268
Anser anser 113, 114
Aphelocoma coerulescens 134
Aphis fabae 130
Apis florea 375
 -mellifera 46, 228, 375
Aplysia 35, 36
Aporosaura anchietae 243, 244
Arantia rectifolia 95, 96
Arenicola 414
Armadillidium vulgare 227
Aspidontus taeniatus 97, 99
Astyanax mexicanus 210
Aulostomus 370
Australopithecus africanus 174

Berardius bairdi 209
Betta splendens 112
Biston betularia 64
Blarina sorex 213
Bombus 405–409
Bombyx mori 198
Bothrops schlagelli 16
Bracon cephi 269
Bubulcus ibis 370
Bufo bufo 92, 93, 219

Cactospiza pallida 465, 466
Calidris alba 129
Callithrix 150
Camarhynchus crassirostris 19
 -heliobates 19
 -pallidus 19
 -parvulus 19
 -pauper 19
 -psittacula 19
Campanularia flexuosa 265
Carassius 263
 carassius 83
Carausius 223
Carcinus maenas 275, 276
Cephalopholis miniatus 99
Cercopithecus aethiops 122, 446
Certhidia olivacea 19
Cervus elaphus 111
Chaetodon 132
Chondrichthyes 224
Ciconia ciconia 273, 274
Citellus 242, 268
Citellus lateralis 269, 270
Clytus arietus 98
Collocalia brevirostris 213
Columba livia 334
Connochaetes 43
Corophium 390, 402
Corvus corax 464
Corvus corone 82
Crotalus 105
Cygnus columbianus bewickii 339

Daphnia 390
Danaus plexippus 97, 100
Dasypeltis 368, 369
Dendrocoelum lacteum 226
Dipsosaurus dorsalis 242
Drosophila melanogaster 31, 46, 48, 49
 -pseudoobscura 50
Dysdercus fasciatus 98
 -superstitiosus 98
 -voelkeri 98

Echis carinata 368, 369
Electrophorus electricus 211
Eleutherodactylus coqui 198
Enallagma hageni 93
Ereunetes mauri 455
Eristalis 232
Erithacus rubecula 198

Eschrichtius gibbosus 209
Esox lucius 83
Eunice 274
Euphasiopteryx ochracea 144

Falco tinnunculus 279
Ficedula hypoleuca 140, 205
Fregata magnificans 112

Galago 209
Gammarus 36, 260, 261
Gasterosteus aculeatus 83, 117, 293
Geospiza conirostris 19
 -difficilis 19
 fortis 19
 -fuliginosa 19
 magnirostris 19
 -scandens 19
Geospizinae 65
Geotrupes sylvaticus 228
Glancidium passerinum 205
Gorilla gorilla 145
 beringei 150
Gryllus integer 144
Gymnarchus 212

Haliotis 168, 171
Haplochromis burtoni 205, 206
Helix 171, 187, 188
Helophilus hybridus 98
Homarus americanus 261
Homo erectus 174
 -sapiens neanderthalensis 172
Hyla cinerea 143
Hylobates lar 150

Idarnes 103
Indicator indicator 370

Jcana spinosa 149
Johannseniella nitida 143

Labroides dimidiatus 97, 99
Lacerta sicula 266

- Lampropeltis elapsoides* 368, 369
Lanius collurio 205
Larus argentatus 75, 82, 139, 199
 -furcatus 77
 -ridibundus 75, 82, 84
Lasius niger 130, 228
Lebistes reticulatus 256
Lemmus lemmus 270
Leontideus macrochirus 150
Lepomis gibbosus 216
 macrochirus 144, 389
Leucorampha 16, 95
Limenitis archippus 97, 100
Limnoria 261
Lonchura punctulata 354
 striata 41, 335, 354
Lophius piscatorius 370
Lucifuga subterranea 210
Lumbricus 167, 187
Lycaon pictus 132, 133, 153
Lyrurus tetrix 100

Macaca fuscata 467
Macronyx croceus 20
Marmota monax 20, 269
Megaloceros giganteus 112, 113
Mellivora capensis 370
Melopsittacus undulatus 240
Meriones unguiculatus 240
Mesocricetus auratus 264
Micrurus fulvius 368, 369
Mirounga angustirostris 115
Musca domestica 145
Myotis lucifugus 214–215

Nasalis 122
Natrix 199
Nautilus 187, 188
Neophron percnopterus 464
Nereis 389, 390
Notonecta 181
Notophthalmus viridescens 97

Octopus vulgaris 307
Odontopus sexpunctatus 98
Oncorhynchus 233
Oryz gazella 103, 104
Ovibos 103

Panorpa 137
Papio 122
 -anubis 130, 150
 -cynocephalus 150
 -hamadryas 145, 150
 -ursinus 150
Pararge aegeria 103

Parus inornatus 72, 73
 -major 89, 202, 248, 364, 365, 393
Passer domesticus 119, 388, 391
Passeriformes 248
Passerina cyanea 236
Pavo cristatus 116
Pecten 188
Perca fluviatilis 83
Periplaneta 179
Phascolonus ursinus 20
Phonoctonus fasciatus 98
 -lutescens 98
Phoxinus phoxinus 83
Phyllocrania paradoxa 95, 96
Phillomachus pugnax 100
Phylloscopus colibita 272
 -trochilus 272
Phyllostomidae 213
Pinaroloxia inornata 19
Pleurobranchus 415
Ploceinae 77
Ploceus cucullatus 78
Poecilia 139, 140
 -reticulata 139
Poliophtila caerulea 73
Porcello scaber 226, 241
Proteus 210
Pseudotriton ruber 97
Pteronotus 213
Puffinus tenuirostris 273
Pygosteus pungitius 83

Rana catesbeiana 143
 -pipiens 243
Rhinolophus 213
 -ferrumequinum 214
Rissa brevirostris 76
 -tridactyla 75
Rutilus rutilus 83

Saguinus geoffrovi 216
Saimiri 122
Salmo gairdneri 216
Scardinius erythrophthalmus 83
Scatophaga stercoraria 143
Sciurus carolinensis 190
Schistocerca gregaria 270
Scyliorhinus 209, 211, 224
Sepia 187, 188
 -officinalis 216
Serinus canaria 41, 411
Sphex ichneumoneus 103, 105
Spilostoma lubricipeda 98
 -lutea 98
Spiza americana 93
Squalus acanthias 209

Stamella magna 20
Sterna hirundo 140
Steatornis caripensis 213
Sterna fuscata 268
 -paradisaea 273
Streptopelia 433
 -decaocto 270, 271
 -risoria 242, 253, 329, 365
Sturnella magna 20
Stygicola dentatus 210
Sula leucogaster 268
Sylvia atricapilla 272
 --borin 271, 272, 273
 -cantillans 272
 -melanocephala 273
 -undata 273
Synchelidium 277

Tadorna tadorna 354
Taeniopygia guttata 41, 335
Teleogryllus 50, 51, 52
Teleostei 224
Textor cucullatus 78
Thamnophis 199
Theropithecus gelada 150
Tiliqua 163
Torpedo 211
Toxostoma redivivum 72
Tribonyx mortierii 134
Trichosurus 225
Tringa totanus 389–390
Triturus vulgaris 139, 141
Trogoderma parabile 88
Turdoides squamiceps 134
Turdus philomelos 464
Tursiops 213
Tylo alba 212
Typhlotriton 210

Uca 242, 276
Urosaurus ornatus 263
Ursus americanus 269
Ursus arctos 269
Uta stansburiana 87

Velia currens 228
Vermivora celata 73, 74
Vespula vulgaris 98
Vidua paradisaea 116
Vireo gilvus 73, 74
 -huttoni 73, 74
Vulpes vulpes 267

Xenopus laevis 174 175

Zonotrichia leucophrys 41
 querula 371

Предметный указатель

- Автомимикрия 99
 Автономная (вегетативная) нервная система 170, 476
 Автохтонное поведение 344
 Адаптация генотипическая 15, 16
 сенсорная 162
 фенотипическая 15, 16
 Адаптивная радиация 17, 19
 Адреналин 161, 174
 Лист белый, миграции 273
 Акклиматизация 263-265, 268
 Аксон 158
 Аллель 27
 Аллохтонное поведение 344
 Альтруизм 90, 125 135
 - взаимный 130
 Амеслан 447
 Амфиприон, кооперация с активной 130-131
 разделение времени 426-430
 Ангиотензин 246
 Антидиуретический гормон 245, 246
 Appetitive поведение 251, 345-346
 Ассоциативное научение 306, 313-317
 Ассоциационисты 323
 Африканская шпорцевая лягушка, брачное поведение 174-175
 Аффект 443
- Бабочки, ориентация 228
 слух 181 182
 Бактерии, чувствительность к магнитным полям 211
 Басенджи, полигенное наследование признаков 53, 55, 56
 Безусловный рефлекс 283
 стимул 283
 Белоголовая воробьиная овсянка, научение пению 41, 468
 Березовая пяденица, естественный отбор 63 64
 Бинокулярное зрение 192, 193
 Биологические (внутренние) часы 265-266, 308
 - у пчел 265 266
 - ящериц 266
 Биом 70, 71, 260
 Бихевиоризм (бихевиористская) школа 19, 46, 282, 293, 474
 Блокада 315
 Боль 160, 163, 480
 Большая синица, позы угрозы 364, 365
 Бомбикол 177, 178, 209
 Бурый жир 269
 Бушмены, альтруизм 130
 репродуктивная стратегия 146
 Бюджетная линия 402
 Бюджеты времени и энергии 405 413
- Вебера закон** 194, 195
 отношение 194, 195
 Верблюды, водный баланс 247
 - терморегуляция 242, 243
 Взаимный альтруизм 130
 Вилохвостая чайка, адаптации к гнездованию на скалах 77
 Вкус 177-180
 Внутривидовой отбор 111, 115
 Водный баланс 243 247
 Вомбат, конвергентная эволюция 20
 Воробей домовый, пищеводобывательное поведение 388, 391
 - Харриса, доминантные самцы 371-372
 Вороны, пищеводобывательное поведение 83, 392
 Время «взаимодействия» (handling-time) 389
 Времязадаватель (генератор хронизирующих импульсов) 266, 270, 276, 381
 Врожденное поведение 38, 43, 325
- Врожденный пусковой механизм 199, 325 328
 — у колюшки 326
 Выводковые птицы 38
- Галапагосские (дарвиновы) вьюрки, адаптивная радиация 16-19
 Гаремы 145
 Гелады, социальная организация 150
 Генерализация стимула 287 289
 Генераторный потенциал 159
 Генотип 27, 32, 99
 Генотипическая (генетическая) изменчивость 31-32
 Гены (аллели) 26, 27, 32, 36, 46-47, 95, 100, 126, 130
 - доминантные 27, 69
 комплементарность 28
 маркеры 49
 модификаторы 28
 рецессивные 27, 69
 Геотаксис 47 49
 Гештальт-психология 310
 Гиббон белорукий, социальная организация 150
 Гибbernация (зимняя спячка) 268
 Гигантские нервные волокна 167, 222
 Гигантский олень 112, 113
 Гидра, нервная система 165
 Гиеновые собаки, совместная охота 132, 153
 Гильдия 72
 Гипофиз 245, 246
 Голуби, выработка условных рефлексов 288, 292, 293
 - когнитивные способности 309-310
 кривая темновой адаптации 197
 магнитная чувствительность 234
 научение 292, 297, 298, 304
 обоняние 234
 половой импринтинг 334

- различие фигур 453, 454
- родительское поведение 175
- солнечный компас 235
- чувствительность к атмосферному давлению 234
- инфразвуку 234
- Гомеостаз 239-259
- Горлица кольчатая, постепенные миграции 270, 271
- Горлицы, разделение времени 433 437
- Гормон откладывания яиц 36
- Гормоны 161, 173-175
- и водный баланс 245 247
- размножение 267-268
- Граница между доминирующими состояниями 434-436
- Границы научения 297 298
- Гриф-бородач, использование орудий 464, 465
- Групповой отбор 125
- Губан-чистильщик, симбиоз с актиниями 97, 99
- Гуппи, выбор полового партнера 139
- Гусь серый, позы угрозы 113, 114
- Дарвиновская приспособленность 87
- Движения намерения 358, 360, 454, 455
- Декларативная репрезентация 317-318
- Дельфины, эхолокация 213
- Дендриты 158
- Джонстонов орган 180
- Диапауза 269
- Диморфизм половой 117-120
- Дискриминационное научение 201
- Дисперсия доминирования 58-59
- Дихроматическое зрение 190
- ДНК 33
- Дождевой червь, нервная система 167
- фоторецепторы 187
- Доминантная активность 423
- Доминантные гены 27, 69
- Доминирование экологическое 74-75
- Драйв 252, 254, 255, 325
- Дрейф генов 66, 67

- Дрозд певчий, пищедобывательное поведение 464
- Дроздофила, геотаксис 48-49
- плейотропизм 28
- хромосомные мутации 47-50
- Дятловые выюрки, использование орудий 465, 466

- Жаба обыкновенная, опознание жертвы 215-217
- Жабы, репродуктивное поведение 92, 93
- Желторотый длинношпорцевый конек, конвергентная эволюция 20

- Забота о потомстве 127-129
- у птиц 129
- рыб 128
- Закон Вебера 194, 195
- разнородной суммации 205
- степенной 195
- Фехнера 194
- эффекта 290, 291
- Законы Менделя 26-27, 32
- Запахи, классификация 178, 180
- Зарянка, избирательная реактивность 198
- Затраты на переключение 408
- Звездный компас 236
- Зебровая амадина, половой импринтинг 336
- ритуализация 354
- Зеленая кваква, ритуализованное поведение 360-361
- Зеленые мартышки, сигналы тревоги 446, 457
- Зимняя спячка 268 270
- Змеи подвижковые, пищевые предпочтения 199
- Значимость стимула 303 305
- Золотые рыбки, акклиматизация 263
- Зрение 186-193
- адаптация (приспособление) к неблагоприятным условиям окружающей среды 208 210
- бинокулярное 192, 193

- дихроматическое 190
- монохроматическое 190
- трихроматическое 190
- Зрительное опознание жертвы и хищника 215-219

- Игуаны, терморегуляция 242
- Изолирующие механизмы 138
- Импринтинг 296, 305, 328-341
- у голубей 329
- гусей 328, 330
- кур 328, 331-333, 339
- лососей 233
- малого лебедя 339, 341
- уток 329, 331, 333, 335
- Индекс развития мозга 463
- Индивидуальная приспособленность 89, 125
- Индиговая овсянка, звездный компас 236
- Инкубационное поведение 80, 129, 142, 395-398
- Инстинкт 323-326
- Инструментальное научение 289-290
- подкрепление 291
- Инсулин 248
- Интеллект 460-471
- Интервал неопределенности 194
- Интероцепторы 177
- Использование орудий 464-468

Йоркиш 448

- Канарейки, длина светового дня и поведение 411
- Каракатица, глаза 187
- Кинез 226
- Кишечнополостные, нервная система 165-166
- Клинокинез 226
- Клинотаксис 226
- Когнитивная деятельность 307
- карта 310
- Когнитивные процессы, природа 309-310
- Кодон 33
- Козы, импринтинг 338
- Коккер-спаниели, полигенное наследование 53 56

- Кольчатые черви, нервная система 167
- Коллюшка трехгловая, конфликт приближение – избегание 362
- смещенная активность 343, 344, 346
 - территория, значение размеров 94
- Комменсализм 369
- Коммуникация 353, 356–372, 382–384, 440–452
- между видами 366–372
- Комплекс фиксированных действий 325
- Компромисс (баланс) в поведении животных 391 394
- Конвергентная эволюция 17, 20
- Конкорд-эффект 107, 127
- Конкурентного исключения принцип 72
- Конкуренция мотиваций 351–353, 416–420
- спермиев 143
- Консументы 70
- Консумматорное поведение (активность) 252, 346
- Конфликт 344–345, 347, 348, 361–366
- Конформеры 239, 240, 260, 261
- Кооперация 130–135
- Координация 222–226
- реципрокное торможение 222
- Кормление ритуальное 139
- Кошки, научение 289–290
- Коэффициент отбора 68–69
- генетического родства 91, 126
 - умственного развития 462
 - цефализации 173
- Крабы, суточный приливо-отливный ритм активности 275, 276
- терморегуляция 242
- Кривые безразличия 403
- Кроссинговер 31–32
- Крысы, научение 300–303, 314–316
- дискриминационное 217–218
 - поддержание гомеостаза 239
 - эстральный цикл 148
- Кряквы, звездный компас 236
- Кулики-сороки, пищедобывательное поведение 470–471
- Культурная преемственность 26, 59, 468–471
- Куры, типы гребня 28, 29
- Кустарниковая курица, метаболитизм 248
- Лактаза, недостаточность у человека 47, 68–69
- Лебедь малый, избегание близкородственного скрещивания 339, 341
- Лемминги, расселительные миграции 270
- Лесной североамериканский сурок, конвергентная эволюция 20
- Летняя спячка 268, 269
- Летучие мыши, эхолокация 212–215
- Лосось, навигация 233
- Луговой восточноамериканский трупал, конвергентная эволюция 20
- Лунные ритмы 273 277
- Лютеинизирующий гормон (ЛГ) 174
- Лягушка, детектор жуков 198
- терморегуляция 243
- Магнитная чувствительность 211, 234
- Магнитный компас 234
- Макак-резус, менструальный цикл 148
- японский, использование орудий 467 468
- Мармозетки, родительская забота 150, 151
- Мгновенные затраты 408
- Медведи, частичная зимняя спячка 269
- Медоед, мутуализм 370
- Медоуказчики, мутуализм 370
- Медузы, нервная система 165 166
- Межполовой отбор 111, 115 117, 118
- Мейоз 30
- Мексиканская сойка, совместное выращивание потомства 132
- Менотаксис 227
- Местообитание 70
- Механорецепторы 159, 167, 168, 180
- Миграции 233, 270–273
- периодические 270
 - постепенные 270
 - расселительные 270
 - сезонные 272, 273
- Миграционное беспокойство 237, 273, 275
- Мимикрия 95–100, 368
- агрессивная 97
 - бейтсовская 96, 97, 98
 - мюллеровская 97, 98
- Мимические реакции 441 444
- Митоз 30
- Моевка, адаптация к гнездованию на скалах 75, 76
- Мозг моллюсков 170
- позвоночных 170, 172, 173
 - размеры 146, 170, 172
 - человека, эмбриональное развитие 170
 - членистоногих 167
- Мозжечок 225
- Моллюски, глаза 187, 188
- научение 168, 170
 - нервная система 168, 170
- Молчание поведения 314
- Моногамия 119, 145, 149
- Монохроматическое зрение 190
- Морские слоны, репродуктивное поведение 115
- Мотивационная изоклина 206, 256–258
- Мотивационное состояние (мотивация) 255–258, 325, 415, 418
- Мотивационные системы 251–255
- Муравьи, навигация 228
- симбиоз с тлей 130
- Мутации 25, 31–34
- генные 31–34
 - хромосомные 31–34
- Муха комнатная, фототаксис у личинок 226
- Мухоловка-пеструшка, ритуальное кормление 140
- Мышечные веретена 162 163, 222, 230
- Мышцы 161
- Навигация 232 238, 378 382
- Направленный отбор 66

Наследуемость 57
 Научение 282–356
 – дискриминационное 201
 – типа инсайта 310–313
 Невербальная коммуникация, адапторы 487
 – иллюстраторы 443
 – эмблемы 443
 – регуляторы 443
 Нейромедиаторы 159
 Нервная система беспозвоночных 165–170
 – вегетативная 170, 476
 – кишечнополостных 165–166
 – кольчатых червей 167
 – парасимпатическая 170, 476
 – периферическая 166, 170
 – позвоночных 170–172
 Нервные клетки (нейроны) 158, 159, 165
 Ниша 70, 72
 – перекрывание 72
 Нуклеотиды 33

Обезьяны, демонстрация половых органов 122
 менструальный цикл, 147, 148

Обоняние 177–180

Обыкновенная чайка, защитное поведение 84, 85, 86
 – маскировка гнезда 82
 – синхронизация откладки яиц 86

Окситонин 175

Олень благородный, соперничество самцов 111–112

Омар, толерантность к условиям окружающей среды 261, 262

Онтогенез 35–38

Оогенез 30

Оперантное поведение 291–294

Операциональные определения 351–353

Операциональный подход 420–423, 430

Оптимальность 378–413

Оптомоторный рефлекс 231
 Орган слуха китообразных 186, 213

– летучих мышей 212–214

– птиц 187, 212

– рыб 184, 186

– человека 183, 185, 189

– членистоногих 180, 181

Ориентация животных в пространстве 162, 232

– пространственная 226–232

Орикс, ритуализованное поведение 103–104

Ортокинез 226

Осморецепторы 245

Осьминог, научение 307, 308

– нервная система 170

Отбор внутривидовой 111, 115

– групповой 125

– деструктивный 66

естественный 15, 25, 26, 63–70, 80–81, 125, 145, 208, 295

искусственный 64

– коэффициент 68–69

– межвидовой 111, 115–117, 118

– направленный 66

– половой 111–123

– родичей 126–127

– стабилизирующий 66

Отношение Вебера 194, 195
 Отрицательная связь 251–254, 418

Отрицательное подкрепление 291

Оценка соперника 112

Павиан-анубис, взаимный альтруизм 130

– социальная организация 150

гамадрил, гаремы 145

– социальная организация 150

Палоло, репродуктивное поведение 274, 276

Парасимпатическая нервная система 476

Парасимпатические пути 170

Пение у птиц, научение 41–42, 336, 465, 466, 468

Перепел японский, импринтинг 339

Периферическая нервная система 166, 170

Периферическая регуляция координации 222–225

Перцептивное научение 336

Песчанники, отвлекающие демонстрации 455

– сезонность размножения 266–267

Пирамидная система 225

Пищедобывательное поведение воробьев 388, 391

– оптимальное 387–391

– травника 398–399, 402

– ушастого окуня 389

Плейотропия 28

Плодовая мушка, генные мутации 31

Плоские черви, клинокинез 226

– нервная система 166

Поведение автохтонное 344

– аллохтонное 344

– амбивалентное 84

– врожденное 38, 43, 325

– компромиссное 362

– намеренность 452–458

– оперантное 291–294

– последствия 257–258

– реактивное 292

Подкрепление 283, 290–291, 300

– инструментальное 291

– отрицательное 291

– положительное 291

Поисковый образ 199–202

Полиандрия 149

Полигамия 123, 145, 146

Полигенное наследование 50–57

Полигиния 149

Половой диморфизм 117–120
 – импринтинг 334–336, 338–341

– отбор 111–123

Положительная обратная связь 416

Положительное подкрепление 291

Поляризованный свет 236

Потенциал действия 158, 159, 160, 165

– покоя 158

Предваряющая связь 253

Предпесня 41

Предпрограммированное научение 337

Привыкание 165, 285–287

Приливно-отливные ритмы 273–277

Приматы, социальная организация 150–154

Принудительная копуляция 137

Принцип антитезы 358

конкурентного исключения 72

Приспособленность 68, 81,

- 91-94, 125, 127, 138, 260, 295, 388, 393-395, 400, 409, 414, 480
- индивидуальная 89, 125
 - совокупная 90, 91, 125
- Продуценты 70
- Пролактин 174, 175
- Промискуитет 149
- Простейшие, сенсорные способности 165
- Процедурная репрезентация 317, 318
- Псевдообусловливание 307
- Психофизика 195
- Птенцовые птицы 38
- Птицы выводковые 38
- птенцовые 38
 - райские, половой диморфизм 116
 - совместное выращивание потомства 133 135
- Пчелы, гнездоочистительное поведение 46-47
- диалекты танцев 382 383
 - жизненный цикл 375 377
 - коммуникация 382-384
 - магнитная чувствительность 234
 - пищедобывательное поведение 377
 - сложное поведение 384-385
 - солнечный компас 265 266
 - танцы 445
 - цветовое зрение 377-378
 - чувствительность к поляризованному свету 237
- Пятна-глаза 367, 368
- Разделение времени 423 430
- Разнородной суммации закон 205
- Разностный (дифференциальный) порог 194
- Ракообразные, нервная система 168
- Распознавание родственных 127
- себе подобных 338-341
- Растормаживание павловское 286, 287
- Рационализм 323
- Рациональность (рациональный подход) 400, 420
- Реактивное поведение 292
- Реакции избегания 298 300
- Реафферентации принцип 229 232, 349
- Реафферентная стимуляция 231
- Регуляторы 239, 260
- Редукенты 70
- Релизеры 327, 356-357
- Социальные 356
- Ренин 246
- Рентабельность жертвы 389
- Репрезентации 317-318
- Репрезентация декларативная 317-318
- процедурная 317, 318
- Репродуктивная ценность 87
- Репродуктивное поведение
- аплизии, откладка яиц 35 36
 - африканского страуса 142
 - жаб 92, 93
 - лягушки-быка 143
 - павианов-гамадрилов 130, 145
 - палоло 274, 276
 - половой импринтинг 334-336, 338-341
 - принудительная копуляция 137
 - системы размножения 149-150
 - скорпионовой мухи 137
 - тритона 139, 421 423
 - ушастого окуня 144
- Рецепторы электрочувствительные 211
- Рецессивные гены (аллели) 27, 69
- Ритуализация 353 355
- Ритуальное кормление 139
- у мухоловки-пеструшки 140
- РНК 33
- Родительский вклад 119, 127
- Роющие осы, репродуктивная стратегия 105 107, 432 433
- Саблезубая морская собака, мимикрия 97, 99
- Саймири, эстральный цикл 148
- Самоосознание 474 476
- Самцы-сателлиты 100, 143, 144
- Саранча, периодические миграции 270
- Сверчки, призывные сигналы 50 -53
- Сдвиг Пуркине 190
- Североамериканский лесной сурок, зимняя спячка 269, 270
- Сезонность размножения 267
- Сенсиллы обонятельные 178
- Сенсорное предобусловливание 290
- Сенсорные оценки 193-197
- процессы 177-207
 - рецепторы 159-161
- Серая белка, дихроматическое зрение 190
- Сердечный условный рефлекс 234, 236, 237
- Серебристая чайка, «выпращивание» пищи птенцами 356
- опознание яиц 202 205
 - ритуализованные демонстрации 363-364
 - ритуальное кормление 139
- Сетчатка 187-192, 218
- Сигнальная сила 206, 255
- Сигнальный раздражитель 199, 325
- Симпатическая нервная система 476
- Симпатические пути 170
- Синапсы 159, 240
- Системы размножения 149-150
- Скорпионовая муха, принудительная копуляция 137
- Славки, сезонные миграции 271 273
- Сложные стимулы 202-206
- Сложный раздражитель 288
- Слух 180-186, 212 215
- Смешанная стратегия 102
- Смещение признаков 65
- Смещенная активность 343 355, 420
- Совокупная приспособленность 90, 91, 125
- Совокупные затраты 408
- Совы, слух 212
- Сознание 476, 478 479
- Солнечный компас 228, 235, 265
- Соматическая нервная система 170
- Соместическая система 162-165
- Сообщество 70
- Социальная организация вида 149-154

- Социальное облегчение 469–471
 Сперматогенез 30
 Специфический голод 250–251
 Спонтанное восстановление угасшей реакции 286, 287
 Спрос неэластичный 412
 – эластичный 412
 Спячка зимняя 268–270
 – летняя 268, 269
 Сравнительная психология 17
 Стабилизирующий отбор 66
 Статолит 166
 Статоцисты 166
 Степенной закон 195
 Стервятник обыкновенный, использование орудий 464, 465
 Стимуляция реafferентная 231
 – экзafferентная 231
 Страдание у животных 479–483
 Стратегия «голубя» 101, 102, 103
 – «ястреба» 101, 102, 103
 Страус африканский, репродуктивное поведение 142
 Субдоминантная активность 424
 Сумеречное зрение 209–210
 Суслик золотистый, зимняя спячка 269, 270
 Суточное распределение активности 277–279
- Таксисы 226–229, 282
 Танцы пчел 382–384
 Тараканы, терморецепторы 179
 Телотаксис 227
 Темновая адаптация 191, 197
 Теория замены стимула 284, 285
 обнаружения сигналов 195–197
 оттока 229
 притока 229
 растормаживание 347, 348, 350–353, 420
 стимул реакция 284, 295
 Терморегуляция 240–243, 247, 253
 Терморецепторы 179, 180
- Территория 94, 100
 Тити, родительская забота 150, 152
 Ткачики, адаптации к гнездованию в различных местобитаниях 77–78
 Толерантность 260–263
 Торможение внешнее 286
 – внутреннее 286
 Травник, пищедобывательное поведение 389–390, 402–404
 Транзитивность выбора 399–400
 Тритон, репродуктивное поведение 421–423
 ухаживание 139, 421–423
 Трихроматическое зрение 190
 Тропотаксис 227
 Турухтаны, самцы-сателлиты 100, 101
 – территориальные самцы 100, 101
 Тутовый шелкопряд, половые феромоны 177, 178
- Угасание 285–287
 Узнавание жертвы (добычи) по движению 216
 – – размерам 215, 217
 – – форме 216
 – хищников 217
 Узнавание (опознание) яиц 13, 16, 202–205
 Указатели нектара 377–378
 Упругость поведения 410
 Условный рефлекс второго порядка 284
 – – выработка 284–285
 инструментальный 235, 289–290
 – интeroцептивный 308
 классический 282–284, 307
 – на время 308
 положительный 283
 – сердечный 234, 236, 237
 стимул 283
 Установка научения 462–464
 Утки, половой импринтинг 335
 ритуализация 354–355
 Ушастый окунь, репродуктивное поведение 144
- частотное распределение 65–70
 Феромоны 177, 228
 Фехнера закон 194, 195
 Физиология размножения 267–268
 Фильтрация стимулов 197–202
 Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) 174
 Фоторецепторы 159, 166
 Фототаксис 226
 Функция затрат 395–398
 полезности 401
 – спроса 413
- Хеморецепторы у бабочек 177, 178
 – млекопитающих 178, 179
 Хеморецепция 177–180
 Холостые действия 327
 Хомячки, зимняя спячка 265
 Хромосомные мутации 47–50
 Хромосомы 29–34
- Цветовое зрение 190–191
 – – у ночных животных 209
 Центральная нервная система (ЦНС) 162, 170
 – регуляция координации 222
 – ямка 188, 193
 Цефализация 167, 171, 173
 Циркадианные ритмы 266, 277, 279
 Цирканнуальные ритмы 265, 266, 269, 273
 Цыплята, чувствительный период для запечатления 331–333
- Чайки, изолирующие механизмы 138–139
 – импринтинг 308
 – удаление яичной скорлупы из гнезда 76, 81, 82
 Часы биологические (эндогенные) 235, 265–266, 269, 273, 275, 308
 Человек, забота о потомстве 146–147
 – истоки языка 450–451
 менструальный цикл 147, 148

- невербальная коммуникация 441–444
- орган зрения 187, 188
- слуха 183, 185, 189
- половая стратегия 145–148
- половой отбор 120–123
- размеры мозга 146
- репродуктивная ценность 87
- репродуктивное поведение 145–148
- терморегуляция 243
- Членистоногие, нервная система 167–168
- Чувствительный период в развитии 40–42, 331–333, 468
- Шимпанзе, забота о потомстве 146
- использование орудий 466–468
- когнитивные способности 310–311
- коммуникация 445–450, 455–456
- научение типа инсайта 311–313
- подражание 475
- язык 451–452
- Шмели, пищедобывательное поведение 405–409
- Шука, пищедобывательное поведение 83–84
- Эволюционная стратегия 95–100, 388
- Эволюционно-стабильная стратегия (ЭСС) 101–107, 141, 144, 145, 388
- у квакши 143–144
- Эволюция, доказательства 64–65
- конвергентная 17, 20
- Эквифинальность 37
- Экзафферентная стимуляция 231
- Экзотермные животные 241, 243
- Экология 70
- Экстероцепторы 177
- Экстрапирамидная система 225
- Экзотермные животные 241
- Электрические рыбы 211
- Электрочувствительные рецепторы 211
- Эмоции 473, 476–483
- Эндокринная система 173–175
- Эндотермные животные 240, 243
- Энергия 247–251, 378, 392, 402–403
- специфического действия 325
- Эпигенез 37
- Эпистаз 28
- Эстивация (летняя спячка) 268, 269
- Экзотермные животные 212–215
- Язык 440, 444–452
- Ящерицы, акклиматизация 263
- терморегуляция 243, 244
- циркадианные ритмы 266

Оглавление

Предисловие редактора перевода	5	4.2. Хромосомные мутации	47
Предисловие	11	4.3. Полигенное наследование поведения	50
1. Введение в изучение поведения животных	13	4.4. Наследование поведенческих признаков	57
1.1. Вопросы, которые возникают при изучении поведения	13	Для запоминания	60
1.2. Исторический очерк	17	1.2. Естественный отбор	61
1.3. Как построена эта книга	20	Чарлз Дарвин (1809-1882)	62
Часть I. Эволюция поведения	22	5. Естественный отбор, экология и поведение	63
I.1. Генетика и поведение	23	5.1. Доказательства эволюции посредством естественного отбора	64
Грегор Мендель (1822-1884)	24	5.2. Частотное распределение фенотипов	65
2. Гены и хромосомы	25	5.3. Экология и поведение	70
2.1. Естественный отбор и поведение	25	5.4. Адаптивность поведения	75
2.2. Законы Менделя	26	Для запоминания	79
2.3. Клеточные основы наследственности	29	6. Стоимость выживания и приспособленность	80
2.4. Генотипическая изменчивость	31	6.1. Экспериментальный анализ стоимости выживания	80
2.5. Генетический материал	32	6.2. Оценка смертности	84
Для запоминания	34	6.3. Дарвиновская приспособленность	87
3. Развитие поведения	35	6.4. Совокупная приспособленность	90
3.1. Онтогенез	35	6.5. Приспособленность в естественных условиях обитания	91
3.2. Влияние окружающей среды на поведение	38	Для запоминания	94
3.3. Чувствительные периоды в развитии	40	7. Эволюция адаптивных стратегий	95
3.4. Поведение молодых животных	42	7.1. Эволюционные стратегии	95
3.5. Врожденное поведение	43	7.2. Эволюционно-стабильные стратегии	101
Для запоминания	44	7.3. Стратегия роющей осы	103
4. Генетика поведения	45		
4.1. Единичные гены и поведение	46		

Для запоминания . . .	108
I.3. Эволюция и социальное поведение	109
Сэр Рональд Фишер (1890–1962)	110
8. Половой отбор	111
8.1. Внутриполовой отбор (соперничество самцов)	111
8.2. Межполовой отбор (выбор самок) . .	115
8.3. Половой диморфизм	117
8.4. Половой отбор у человека	120
Для запоминания . . .	123
9. Альтруизм	125
9.1. Отбор родичей . .	126
9.2. Забота о потомстве	127
9.3. Взаимный альтруизм	130
9.4. Кооперация	130
Для запоминания . . .	135
10. Стратегия полов и социальная организация . .	137
10.1. Стратегия полов	137
10.2. Половая стратегия у человека	145
10.3. Системы размножения и социальная структура . .	149
10.4. Социальная организация приматов	150
Для запоминания . . .	154

Часть II. Механизмы поведения 155

II.1. Восприятие у животных . .	156
Иоганнес Мюллер (1801–1858)	157
11. Нервная регуляция поведения	158
11.1. Нервные клетки . .	158
11.2. Сенсорные рецепторы	159
11.3. Мышцы и железы	161
11.4. Соместетическая система	162
11.5. Нервная система беспозвоночных животных	165
11.6. Нервная система позвоночных	171
11.7. Гормоны позвоночных животных	173
Для запоминания . . .	176
12. Сенсорные процессы и восприятие	177

12.1. Хеморецепция и терморецепция . .	177
12.2. Механорецепторы и слух	180
12.3. Зрение	186
12.4. Сенсорные оценки	193
12.5. Фильтрация стимула	197
12.6. Сложные стимулы	202
Для запоминания . . .	207
13. Экологическая обусловленность чувств животных	208
13.1. Зрительные способности к неблагоприятным условиям среды .	209
13.2. Органы чувств, заменяющие зрение	211
13.3. Зрительное опознание жертвы и хищника	215
Для запоминания . . .	219
II.2. Животное и среда	220
Клод Бернар (1813–1878) .	221
14. Координация и ориентация	222
14.1. Координация . .	222
14.2. Пространственная ориентация	226
14.3. Принцип реafferентации	229
14.4. Навигация	232
Для запоминания . . .	238
15. Гомеостаз и поведение	239
15.1. Гомеостаз	239
15.2. Терморегуляция	240
15.3. Водный баланс	243
15.4. Энергия и питательные вещества	247
15.5. Мотивационные системы	251
15.6. Мотивационное состояние	255
Для запоминания . . .	258
16. Физиология и поведение в изменчивой среде . .	260
16.1. Толерантность . .	260
16.2. Акклиматизация	263
16.3. Биологические часы	265
16.4. Репродуктивное поведение и физиология	266
16.5. Зимняя спячка . .	268
16.6. Миграция	270
16.7. Лунные и приливно-отливные ритмы	273

16.8. Циркадианные ритмы и суточное распределение активности	277	20. Инстинкт и научение	323
Для запоминания	279	20.1. Концепция инстинкта	324
II.3. Научение животных	280	20.2. Врожденный пусковой механизм	325
Иван Петрович Павлов (1849–1936)	281	20.3. Открытие импринтинга	328
17. Условные рефлексы и научение	282	20.4. Чувствительные периоды для запечатления	331
17.1. Классические условные рефлексы	282	20.5. Аспекты длительного импринтинга	334
17.2. Выработка условного рефлекса	284	20.6. Импринтинг как научение	336
17.3. Угасание и привыкание	285	20.7. Функциональные аспекты импринтинга	338
17.4. Генерализация	287	Для запоминания	341
17.5. Инструментальное научение	289	21. Смещенная активность	343
17.6. Подкрепление	290	21.1. Причина возникновения смещенной активности	343
17.7. Оперантное поведение	291	21.2. Внимание и смещенная активность	349
Для запоминания	294	21.3. Концепция растормаживания	350
18. Биологические аспекты научения	295	21.4. Функциональные аспекты смещенной активности	353
18.1. Эволюционные аспекты научения	295	Для запоминания	355
18.2. Границы научения	297	22. Ритуализация и коммуникация	356
18.3. Научение избеганию врагов	298	22.1. Ритуализация	357
18.4. Научение избеганию болезни	300	22.2. Конфликт	361
18.5. Значимость стимула	303	22.3. Коммуникация между животными различных видов	366
18.6. Перспективы биологического и психологического подходов	305	22.4. Управление поведением других животных (манипулирование)	370
Для запоминания	306	Для запоминания	372
19. Когнитивные аспекты научения	307	III.2. Как осуществляется процесс принятия решения у животных?	373
19.1. Скрытые стороны условнорефлекторного процесса	307	Карл фон Фриш (1886–1983)	374
19.2. Природа когнитивных процессов	309	23. Сложное поведение медоносных пчел	375
19.3. Научение типа инсайта	310	23.1. Жизненный цикл медоносной пчелы	375
19.4. Ассоциативное научение	313	23.2. Пищедобывательное поведение медоносной пчелы	377
19.5. Репрезентации	317	23.3. Распознавание пчелами нужного растения	377
Для запоминания	318	23.4. Ориентация у ме-	
Часть III. Представление о природе сложного поведения	320		
III.1. Инстинкт	321		
Конрад Лоренц (1903 г.)	322		
Нико Тинберген (1907 г.)	322		

доносных пчел . . .	378	Эдвард Толмен (1886–1959)	439
23.5. Коммуникация у медоносных пчел	382	26. Язык и психические представления	440
23.6. Организация сложного поведения	384	26.1. Невербальная коммуникация у человека	441
Для запоминания . . .	386	26.2. Язык	444
24. Оптимальность как результат эволюции . . .	387	26.3. Обучение высших обезьян «разговаривать»	447
24.1. Оптимальное пищедобывательное поведение	387	26.4. Истоки человеческого языка	450
24.2. Явления компромисса (баланса) в поведении животных	392	26.5. Язык и познание	451
24.3. Функции затрат .	395	26.6. Психические образы	452
24.4. Функциональные аспекты процесса принятия решения	399	26.7. Намеренность поведения	454
24.5. Животное как потребитель с точки зрения экономики	402	Для запоминания . . .	459
24.6. Бюджет времени и бюджет энергии .	405	27. Интеллект, использование орудий и культура	460
Для запоминания . . .	413	27.1. Интеллектуальная деятельность животных в сравнительном аспекте .	461
25. Механизмы процесса принятия решения . . .	414	27.2. Использование животными орудий	464
25.1. Принятие решения на основе определенных правил .	414	27.3. Культурные аспекты поведения	468
25.2. Конкуренция мотиваций	416	Для запоминания . . .	472
25.3. Операциональный подход	420	28. Сознание и эмоции у животных	473
25.4. Разделение времени	423	28.1. Самоосознание у животных	474
25.5. Процесс оптимального принятия решения . . .	430	28.2. Физиологические аспекты эмоций .	476
25.6. Основные принципы оптимального поведения	431	28.3. Сознание и ощущение страдания	478
Для запоминания . . .	437	28.4. Перспективы эволюции	479
III.3. Умственные способности животных	438	Для запоминания . . .	483
		Литература	484
		Указатель латинских названий	507
		Предметный указатель . .	509

Уважаемый читатель!

Ваши замечания о содержании книги, ее оформлении, качестве перевода и другие просим присылать по адресу:

129820, Москва
1-й Рижский пер., д. 2,
издательство «Мир»

Учебное издание

Дэвид Мак-Фарленд

ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Заведующий редакцией чл.-корр. АН СССР
Т. М. Турлаев

Зам. зав. редакцией М. Д. Гроздова

Научн. редакторы М. Б. Николаева, Ю. Л. Амченков

Мл. редакторы И. А. Деменцова, Н. Ю. Плавинская

Художник Л. В. Кулагин

Художественный редактор А. Я. Мусин

Технический редактор З. И. Резник

Корректор В. И. Киселева

ИБ № 6339

Слано в набор 6.07.87. Подписано к печати 21.06.88.
Формат 70 × 100/16. Бумага офсетная № 1. Печать
офсетная. Гарнитура таймс. Объем 16,25 бум.л.
Усл.печ.л. 42,25. Усл.кр.-отт. 84,50. Уч.изд.л. 46,11.
Изд. № 4/5274. Тираж 45 000 экз. Зак. 810. Цена
3 р. 80 к.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР» 129820, ГСП, Москва,
И-110, 1-й Рижский пер., 2

Можайский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома
при Государственном комитете СССР по делам изда-
тельств, полиграфии и книжной торговли
г. Можайск, ул. Мира, 93